ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 64

8

АВГУСТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1979

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 64 (1979) № 8

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *A. L. Takhtadjan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Э. Н. Липпа* и *А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 11.05.79 г. Подписано к печати 23.07.79 г. М-27224. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2$=13.30 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 14.27. Тираж 2672. Тип. зак. 350.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.9 : 633.527.2

А. В. Галанин, Г. И. Неугодова, С. Ф. Шушкова

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ФИТОГЕННОМ ПОЛЕ *DESCHAMPSIA CAESPITOSA* (L.) BEAUV. (*POACEAE*)

A. V. GALANIN, G. I. NEUGODOVA, S. F. SHUSHKOVA. OCCURENCE OF PLANT SPECIES IN THE PHYTOGENIC FIELD OF *DESCHAMPSIA CAESPITOSA* (L.) BEAUV. (*POACEAE*)

С помощью разработанного метода изучалось изменение встречаемости видов двух травянистых фитоценозов в фитогенном поле мощного эдификатора — *Deschampsia caespitosa*. Показано неодинаковое ее воздействие на разные виды, проявляемое в зоне радиусом 25 см.

Мы использовали понятие о фитогенном поле, предложенное А. А. Урановым (Уранов, 1965). Под фитогенным полем он подразумевал некоторую зону вокруг особи, в пределах которой проявляется ее взаимодействие с соседними растениями. Ценобиотическое взаимодействие чрезвычайно многообразно по своему содержанию, но в основном оно реализуется в конкурентных отношениях (Раменский, 1937). Взаимодействие в фитоценозах осуществляется несколькими путями: за счет пространственного исключения, за счет перехвата элементов питания в почве, путем затенения, аллелопатических воздействий и т. д. К настоящему времени накопилось немало фактов, говорящих о том, что каждая особь фитоценоза, выделяя различные продукты метаболизма, создает вокруг себя специфическую среду, которая для рядом расположенного растения может быть токсичной, благоприятной или индифферентной (Иванов, 1973).

Вероятно, следует признать, что размещение особей в фитоценозе находится в соответствии со структурой их фитогенных полей. Это выражается, в частности, в том, что наличие «ведущего» вида позволяет ожидать с вероятностью, близкой к достоверной, появления одних сопряженных видов, но не дает той же уверенности относительно других (Уранов, 1968). Первый опыт глубокого изучения межвидовой сопряженности связан с работами Н. Я. Каца (1930), А. Я. Гордягина (1933), А. А. Уранова (1935). Однако с помощью метода учета совместной встречаемости видов на мелких площадках, которым пользовались указанные авторы, выделить ценотический эффект из экотопического при объяснении причин межвидовой сопряженности не удавалось. В настоящее время (Работнов, 1962) установлено, что распределение видов в пределах одного лугового фитоценоза в значительной степени обусловливается взаимодействием между растениями. Эффект ценотического взаимодействия в распределении растений часто маскируется неоднородностью напряжения тех или иных экологических факторов в пределах фитоценоза, и поэтому для его выявления необходимо изучение участков, экологически максимально однородных.

Понимание явлений ценобиоза значительно продвинулось благодаря работам Уранова (1935, 1955, 1968) по изучению межвидовой зависимости с помощью кривых регрессии обилия подчиненных видов на мелких учетных площадках от обилия видов действующих. Было доказано, что характер проявления вида в фитоценозе в целом и в отдельных его точках

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1979 г.

определяется не только фактом его присутствия, но и степенью обилия. Исследования в этом плане позволили Уранову установить пять типов сопряженности (Уранов, 1935), а описание ее с помощью дифференциального уравнения (Уранов, 1968) привело к созданию теории о взаимодействии видов в фитоценозе, важной частью которого является понятие о фитогенном поле. Взаимодействие растений осуществляется в том случае, если имеет место полное или частичное совпадение (наложение) их фитогенных полей, или же если в систему из двух видов включается третий, играющий роль передатчика. Источниками или возбудителями изменений в окружающей среде могут оказаться отдельные особи растений. Часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства за счет присутствия данной особи, называется ее фитогенным полем (Уранов, 1965). Именно в результате индивидуального взаимодействия между растениями разных видов в фитоценозе формируется картина мозаичного распределения даже там, где экотоп однороден, а напряженность экологических факторов остается постоянной на всей площади сообщества.

Структура фитоценоза, один из наиболее существенных его признаков, в значительной мере есть следствие взаимодействия особей путем наложения их фитогенных полей. Уранов считает, что в основе образования таких двух ценоэлементов, как ценоячейка и синузия, лежит фитогенное поле, создаваемое отдельными растениями (Уранов, 1965). В ценоячейку объединяются растения, фитогенные поля которых накладываются друг на друга, а в синузию, кроме таковых, и связанные промежуточными фитогенными полями растений, с которыми они конкурируют (Ипатов, 1971). Очевидно, фитогенные поля различны у особей разных видов, у разновозрастных представителей одного вида, а также у особей одного вида и одного возраста в разных фитоценозах. В. И. Василевич (1972) в своем обзоре, посвященном методам геоботанических исследований, совершенно справедливо указывает на явно недостаточную разработанность этой проблемы.

Использованный нами метод (Галанин и др., 1976) основан на учете и анализе изменения встречаемости видов на точечных квадратах, заложенных в фитогенном поле особи эдификатора на разных расстояниях от нее. В каждом изучаемом сообществе отбиралось по 600 модельных особей действующего вида приблизительно одного размера и возраста, удаленных друг от друга не менее, чем на 2 м. От каждой особи произвольно в трех направлениях, под углом 60° друг к другу закладывались линейные трансекты длиной 25 см каждый, состоящие из точечных квадратов (иглы диаметром 3 мм), отстоящих друг от друга на 2.5 см. Считалось, что особь встречается в конкретной точке, если она укоренялась в ней, т. е. учитывалась встречаемость оснований растений. Иглы на трансекте нумеровались, и нулевая отметка всегда примыкала к основанию модельной особи действующего вида. Таким образом, для каждого фитоценоза получены данные по встречаемости видов на 18 000 точечных квадратов, относящихся к 1800 линейным трансектам, ориентированным относительно 600 модельных особей действующего вида. Данные по встречаемости представлены в табл. 1 и 2, позволяющих анализировать изменение встречаемости видов в зависимости от расстояния до особи действующего вида в конкретном фитоценозе.

В качестве действующего вида была взята *Deschampsia caespitosa*. Это плотнодерновинный многолетний злак, широко распространенный на суходольных и пойменных лугах и пастбищах, на деградирующих окультуренных лугах. Он обычно хорошо растет на почвах бедных или средних, но иногда и на богатых питательными веществами, на кислых, нейтральных и даже слабо щелочных, выносит небольшое заиление. Его эколого-ценотический ареал еще больше расширяется под воздействием выпаса. Согласно И. Г. Серебрякову (1952), щучка относится к многолетним травянистым растениям с полициклическими побегами и симподиальным типом возобновления. Основная масса побегов в дерновине образуется в первые годы жизни. Побегообразование идет с различной интенсивностью

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость видов в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* в разнотравно-ползучелютиково-щучковой ассоциации

Вид	№ точечного квадрата									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ranunculus repens	100	178	222	234	243	257	240	261	289	331
Phleum pratense	27	39	53	51	61	77	72	59	61	62
Potentilla anserina	27	40	64	63	56	61	60	70	72	90
Polygonum aviculare	13	27	32	26	31	47	34	34	40	63
Elytrigia repens	14	34	41	35	44	41	39	44	34	23
Leontodon autumnalis	12	31	42	37	42	28	43	37	29	33
Alopecurus pratensis	30	36	38	35	32	24	26	20	25	32
Agrostis canina	13	26	29	32	33	26	21	37	27	26
Festuca rubra	10	19	28	15	26	13	51	51	45	50

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость видов в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* в ползучеклеверно-красноовсяницево-щучковой ассоциации

Вид	№ точечного квадрата									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Poa angustifolia	189	319	400	449	480	433	416	431	457	474
Trifolium repens	169	336	323	284	299	303	343	380	391	441
Festuca pratensis	103	248	251	289	293	314	321	323	335	370
F. rubra	25	62	95	124	131	145	156	171	191	201
Elytrigia repens	29	122	111	78	50	46	36	22	22	25
Leontodon autumnalis	28	62	58	55	64	43	53	46	45	45
Ranunculus repens	11	57	50	45	20	36	28	27	20	35
Achillea millefolium	16	23	37	27	27	26	24	25	20	16
Potentilla anserina	10	21	19	26	27	18	16	14	11	7

на краю дерновины и в ее средине. В краевых пучках побегов образуется больше, чем в серединных. Эта разница особенно хорошо заметна в больших и плотных дерновинах. В них как бы происходит смещение живых побегов от центра к периферии, и в старых дерновинах образуются «ведьмины кольца» (Чижикова, 1962). Особенно высока энергия побегообразования у молодых дерновин. Таким образом, по внешнему облику кочки можно приблизительно установить одновозрастные растения щучки в пределах одного ценоза.

По способу перезимовывания щучка относится к гемикриптофитам. Почки возобновления у нее расположены у основания побегов в пазухе листьев и сохраняются в течение всего года. Постоянное наличие почек возобновления делает ее стойкой к вытаптыванию. Вырождение и превращение культурных сообществ с господством луговых мезофитов в щучники, как правило, обусловлены не обеднением почв, а ухудшением их воздушно-водного режима в зоне распространения корневых систем. Так как у щучки корневая система имеет воздухоносную паренхиму, это позволяет ей обходиться без достаточного количества кислорода в почве.

В условиях Калининградской обл. *Deschampsia caespitosa* образует самостоятельную растительную формацию, которая подразделяется на пять групп ассоциаций (Матвеева, 1967). Луга с доминированием щучки дернистой распространены особенно на осушенных торфяниках и польдерах Славского и Полесского районов.

В качестве объектов исследования нами было выбрано два участка луга площадью по 2 га каждый, расположенных в юго-западной части Багратионовского р-на Калининградской обл. Первый участок представляет собой сильно деградировавший под воздействием выпаса сеяный злаковый луг. Почва дерновая, скрытоподзолистая, среднесуглинистая.

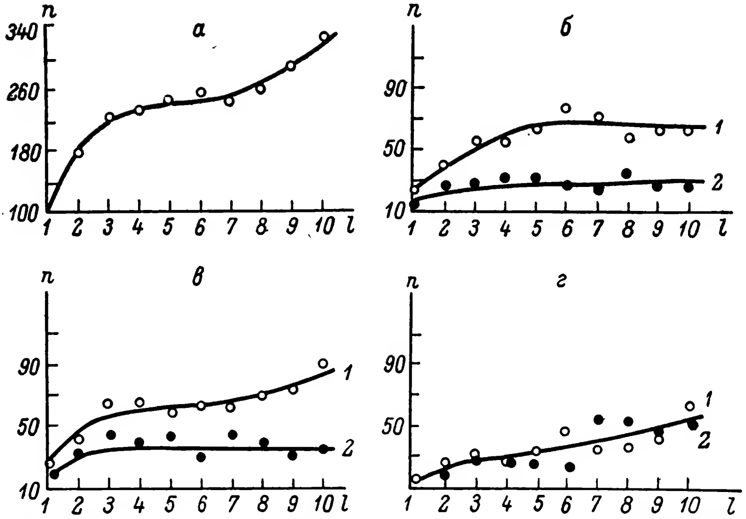


Рис. 1. Изменение встречаемости видов в фитогенном поле щучки дернистой в разнотравно-ползучелютиково-щучковой ассоциации.

а — *Ranunculus repens*; *б*: 1 — *Phleum pratense*, 2 — *Agrostis canina*; *в*: 1 — *Potentilla anserina*, 2 — *Leontodon autumnalis*; *г*: 1 — *Polygonum aviculare*, 2 — *Festuca rubra*.

Гумусовый горизонт около 15 см. Грунтовые воды залегают на глубине 1.5—2 м. Имеется незначительный уклон (1—2)° западной экспозиции. Фитоценоз относится к разнотравно-ползучелютиково-щучковой ассоциации. Здесь встречается 31 вид высших сосудистых растений. Преобладающими являются *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Ranunculus repens* (L.) Nevski, *Potentilla anserina* L., *Leontodon autumnalis* L., *Alopecurus pratensis* L., *Polygonum aviculare* L., *Agrostis canina* L., *Glechoma hederacea* L., *Trifolium repens* L., *Poa pratensis* L., значительно реже встречаются *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Poa angustifolia* L., *Matricaria inodora* L., *Achillea millefolium* L., *Prunella vulgaris* L., *Plantago major* L., *Sonchus arvensis* L., *Daucus carota* L., *Alchemilla gracilis* Opiz, *Trifolium pratense* L., *Rumex acetosa* L., *Carex hirta* L. и др.

Второй участок расположен в 1.5 км от первого. Почва здесь дерновая, скрытоподзолистая, легко суглинистая. Гумусовый горизонт около 20 см. Грунтовые воды залегают на глубине 1.5—2 м. Фитоценоз отнесен к ползучеклеверно-красноовсяницево-щучковой ассоциации. В отличие от первого это более выработанное сообщество. Здесь зарегистрировано 28 видов. Из них преобладают *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium repens*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Poa angustifolia*, *Ranunculus repens*, *Leontodon autumnalis*, *Achillea millefolium*, реже встречаются *Potentilla anserina*, *Phleum pratense*, *Agrostis canina* L., *Cynosurus cristatus* L., *Plantago major*, *Prunella vulgaris*, *Daucus carota*, *Rumex acetosa*, *Glechoma hederacea*, *Cirsium arvense* (L.) Scop. и др.

В табл. 1 приведены данные по встречаемости девяти видов первого фитоценоза в фитогенном поле щучки, в табл. 2 — данные по встречаемости девяти видов второго фитоценоза. Из таблиц видно, что по мере удаления точечного квадрата от особи действующего вида встречаемость многих видов заметно изменяется. Характер изменения встречаемости можно иллюстрировать графически (рис. 1, 2): по оси абсцисс откладывается l — расстояние от особи действующего вида; одно деление равно 2.5 см, по оси ординат n — число встречаемости данного вида на том или ином расстоянии от особи щучки. Полученные данные имеют вероятностный (статистический) характер и оценка достоверности может быть произведена путем расчета доверительных интервалов для каждой точки графика. Для этого рассчитываем нормированные величины встречаемостей — частоты

$$p = \frac{n}{N},$$

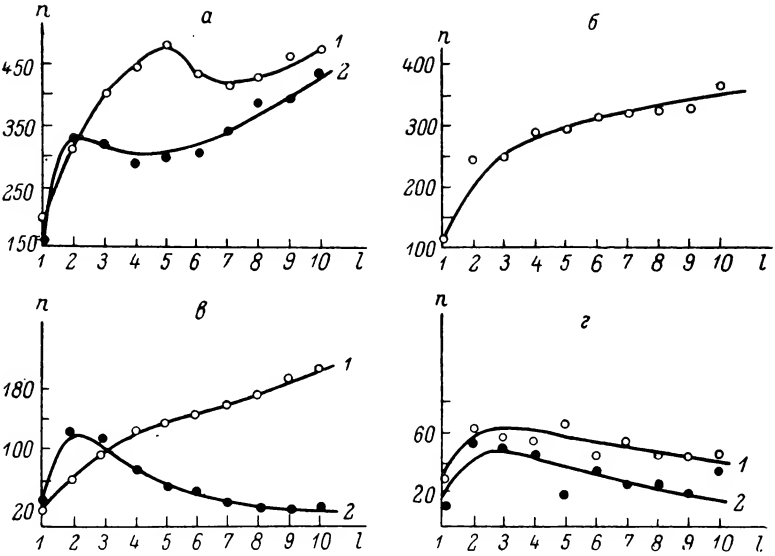


Рис. 2. Изменение встречаемости видов в фитогенном поле щучки дернистой в ползучеклеверно-красноовсяницево-щучковой ассоциации.

а: *1* — *Poa angustifolia*, *2* — *Trifolium repens*; *б* — *Festuca pratensis*; *в*: *1* — *Festuca rubra*, *2* — *Elytrigia repens*; *г*: *1* — *Leontodon autumnalis*, *2* — *Ranunculus repens*.

где p — нормированная величина встречаемости, или приближенное значение вероятности встретить вид на определенном расстоянии от особи действующего вида; n — число встреч вида на определенном расстоянии от особи действующего вида; N — общее количество точечных квадратов, заложенных на определенном расстоянии от особи действующего вида, в нашем случае $N=1800$.

Зная вероятность встречи вида на определенном расстоянии от модельной особи щучки, можно рассчитать вероятность обратного события, т. е. вероятность не встретить вид в той же точке

$$q=1-p,$$

где q — вероятность обратного события. Зная обе вероятности, можно вычислить среднее квадратическое отклонение (Василевич, 1969)

$$\sigma=\sqrt{qp}.$$

Ошибка приближенного значения вероятности встретить вид в конкретной точке определяется по формуле

$$m=\sqrt{\frac{pq}{N}}.$$

Доверительный интервал для найденного нами приближенного значения вероятности встречи вида в определенной точке фитогенного поля составляет: $p \pm 2m$.

В табл. 3 и 4 представлены данные расчета доверительных интервалов для некоторых видов первого и второго фитоценозов. Выборочный расчет доверительных интервалов позволяет утверждать, что установленный факт изменения встречаемости видов в фитогенном поле щучки достоверен и мы можем перейти к более детальному анализу характера изменения встречаемости видов в фитогенном поле щучки.

Полученные данные (рис. 1, 2) говорят о том, что в пределах фитогенного поля щучки дернистой в обоих фитоценозах встречаемость разных видов изменяется различным образом в зависимости от расстояния от особи действующего вида. Ход кривых существенно отличается у разных видов. Примечательно, что в ползучеклеверно-красноовсяницево-щучковой ас-

ТАБЛИЦА 3

Нормированные величины встречаемости (p) и их ошибки в разных точках фитогенного поля *Deschampsia caespitosa* в разнотравно-ползучелютиково-щучковой ассоциации

Вид	Статистические параметры	№ точечного квадрата									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ranunculus repens	p	055	099	123	130	135	142	133	145	161	184
	m	0054	0073	0078	0080	0080	0083	0080	0083	0087	0091
Phleum pratense	p	015	022	029	028	034	043	040	033	034	034
	m	0029	0034	0040	0040	0043	0048	0046	0042	0043	0043
Potentilla anserina	p	015	022	036	035	031	034	033	039	040	050
	m	0029	0034	0044	0043	0041	0043	0042	0046	0046	0051
Leontodon autumnalis	p	007	017	023	021	023	016	024	021	016	018
	m	0019	0031	0036	0033	0036	0029	0036	0033	0030	0032
Alopecurus pratensis	p	017	020	021	019	018	013	014	011	014	018
	m	0030	0033	0034	0032	0031	0027	0028	0025	0028	0031

Примечание. Здесь и в табл. 4 приведены цифры после запятой; например, вместо 05 следует читать 0.055.

ТАБЛИЦА 4

Нормированные величины встречаемости (p) и их ошибки в разных точках фитогенного поля *Deschampsia caespitosa* в ползучеклеверно-красноовсяницево-щучковой ассоциации

Вид	Статистические параметры	№ точечного квадрата									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Poa angustifolia	p	105	177	222	249	266	240	231	239	253	263
	m	0072	0090	0098	0102	0104	0101	0099	0100	0102	0104
Trifolium repens	p	094	187	179	158	166	168	191	211	217	245
	m	0069	0092	0090	0086	0088	0088	0093	0096	0097	0101
Festuca pratensis	p	057	138	139	161	163	174	178	179	186	206
	m	0055	0081	0082	0087	0087	0089	0090	0090	0092	0095
Festuca rubra	p	014	034	053	069	073	081	087	095	106	112
	m	0028	0043	0053	0060	0061	0064	0062	0069	0073	0074
Elytrigia repens	p	016	068	062	043	028	026	020	012	012	014
	m	0030	0059	0057	0048	0039	0037	0033	0026	0026	0028

социации видов с высокой встречаемостью больше, чем в разнотравно-ползучелютиково-щучковой ассоциации. Сравнивая графики обоих рисунков, нетрудно заметить, что в первом сообществе имеются кривые с максимумами встречаемости в пределах фитогенного поля; во втором сообществе максимумы практически не выражены. По всей вероятности, это связано со степенью сформированности или выработанности сообществ.

Как видно из рис. 1, *а*, по мере удаления от щучки встречаемость *Ranunculus repens* сначала увеличивается, затем стабилизируется и на расстоянии 20 см начинает снова возрастать. Таким образом, воздействие щучки на лютик ползучий наблюдается в зоне с радиусом 25—30 см. При этом степень отрицательного воздействия в пределах фитогенного поля изменяется неравномерно, наиболее велико отрицательное воздействие в зоне с радиусом 7—8 см.

Рис. 1, *б*, *1* изображает изменение встречаемости *Phleum pratense*. В зоне с радиусом 10—12 см встречаемость тимофеевки увеличивается (правда, не так резко, как у лютика), затем стабилизируется.

На рис. 1, *б*, *2* представлена встречаемость *Agrostis canina*. По мере удаления от особей щучки этот показатель для полевицы практически не изменяется, но в целом вид характеризуется низкой степенью встречаемости.

Рис. 1, *в*, *1* изображает встречаемость *Potentilla anserina*. В некоторой степени она повторяет характер кривой *Ranunculus repens*. Следует напомнить, что оба эти вида способны к интенсивному вегетативному размножению. На рис. 1, *в*, *2* представлена встречаемость *Leontodon autumnalis*. В непосредственной близости от щучки ее численность снижена, затем она постепенно повышается и далее практически остается неизменной; в целом ход кривой весьма напоминает таковой полевицы.

Рис. 1, *г*, *1* изображает встречаемость *Polygonum aviculare*, а рис. 1, *г*, *2* — *Festuca rubra*. Обе кривые практически совпадают. Щучка угнетает оба вида одинаково, и их численность по мере продвижения к периферии фитогенного поля эдификатора постепенно возрастает.

Вполне вероятно, что фитогенное поле щучки простирается дальше зоны радиусом 25 см. За пределами фитогенного поля встречаемость всех видов должна стабилизироваться. Наиболее заметный эффект воздействия щучки имеет место в зоне внутреннего фитогенного поля радиусом 15—20 см.

На рис. 2, *а*, *1* изображена встречаемость *Poa angustifolia*. До расстояния 12—13 см численность мятлика возрастает, что соответствует максимуму на кривой, затем она несколько снижается, а далее снова увеличивается. Пока мы затрудняемся дать однозначное объяснение подобного характера кривой встречаемости. Вероятность того, что он обусловлен случайностью и лежит в пределах ошибки, составляет около 5%. Можно предположить, что вокруг особи действующего вида имеется кольцевая зона с радиусом около 12 см, в которой численность мятлика выше, чем за ее пределами.

На рис. 2, *а*, *2* представлена кривая встречаемости *Trifolium repens*. Общий ход ее несколько напоминает кривую предыдущего вида, но здесь вероятность случайности максимума значительно больше, чем в предыдущем случае. Важно отметить сходный характер кривой встречаемости клевера ползучего в обоих фитоценозах, хотя абсолютные значения встречаемости отличаются почти на порядок (в первом сообществе встречаемость клевера очень низкая и ее изменение недостоверно). На рис. 2, *б*, изображена кривая распределения встречаемости *Festuca pratensis*. Сначала для этого вида характерно резкое увеличение встречаемости, затем темп замедляется. Стабилизация численности на графике не прослеживается, следовательно, мы не выходим за пределы фитогенного поля.

На рис. 2, *в*, *1* изображена встречаемость *Festuca rubra*. Характерно практически равномерное возрастание численности по мере удаления от особи щучки. Общий ход кривой сходен в обоих фитоценозах. На рис. 2, *в*, *2* представлена кривая *Elytrigia repens*. В непосредственной близости от щучки численность этого вида быстро возрастает, на расстоянии 5—7 см достигает максимума, затем снижается и на расстоянии 20 см стабилизируется. Допустить, что максимум является случайным эффектом, невозможно. Необходимо признать, что в пределах фитогенного поля щучки для пырея имеется кольцеобразная зона с радиусом 5—7 см, в которой его численность достигает максимума.

На рис. 2, *г*, *1* изображена встречаемость *Leontodon autumnalis*. Численность этого вида сначала резко возрастает, быстро достигая максимума, затем медленно снижается. Встречаемость *Ranunculus repens* (рис. 2, *г*, *2*) изменяется аналогично таковой предыдущего вида, между ними отличие лишь в абсолютной численности.

Полученные данные позволяют сформулировать некоторые общие выводы.

1. Предложенный метод вполне оправдал себя и может быть рекомендован для изучения изменения встречаемости видов в пределах фитогенного поля травянистых эдификаторов.
2. Изменение встречаемости в пределах фитогенного поля щучки дернистой прослежено у многих видов и может считаться установленным фактом.
3. Характер изменения встречаемости в пределах фитогенного поля у разных видов неодинаков. Эффект воздействия щучки более четко прослеживается в выработанном ценозе и имеет место в зоне с радиусом более 25 см.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. 1969. Статистические методы в геоботанике. — 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Ботаника, 1. М.

Галанин А. В., Л. Ф. Мизина, Г. И. Пахолкова, С. Ф. Шушкова. 1976. Распределение растений в фитогенном поле некоторых эдификаторов травянистых фитоценозов. В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.

Гордягин А. Я. 1933. Общий ход и методика исследования фитоценозов Чувашской республики. В кн.: Ученые записки Казанского университета им. В. И. Ульянова-Ленина, 6, вып. 1. Казань.

Иванов В. П. 1973. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов.

Ипатов В. С. 1971. Исследование структуры растительных сообществ. Автореф. докт. дис. Тарту.

Кац Н. Я. 1930. Основные закономерности растительных сообществ и понятие «ассоциация». Бюлл. МОИП, отд. биол., 39, 1.

Матвеева Е. П. 1967. Луга Советской Прибалтики.

Работнов Т. А. 1962. Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 2.

Раменский Л. Г. 1937. Учет и описание растительности.

Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений.

Уранов А. А. 1935. О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. фак. естеств. МГПИ, 1.—1955. Количественные выражения межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3.—1965. Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.—Л.—1968. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза растений и строения их популяций. М.

Чижикова В. А. 1962. Биологические особенности щучки в различных растительных сообществах. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21.

Сыктывкарский государственный университет. Получено 10 X 1978

SUMMARY

Results of studying changes of occurrence of two types of herbaceous phytocoenoses in phytogenic field of *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. are presented. 600 model individuals of *D. caespitosa* have been sampled from each phytocoenosis. In each phytogenic field linear transects of point squares have been laid and occurrence of species as the distance from the model individual increases was accounted. The occurrence of species in the phytogenic field of *D. caespitosa* has been found to change validly, the mode of occurrence changes being different in different species. The distribution curve of some species occurrence in phytogenic field of *D. caespitosa* has its maximum in the external part of phytogenic field, which indicates intricate character of interaction of plants in a phytocoenosis.

УДК 581.48 : 581.1 : 633.527.2

З. Г. Беспалова, И. В. Борисова

ВСХОЖЕСТЬ И ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ ЗЕРНОВОК КОВЫЛЕЙ *STIPA* L. *(POACEAE)*

Z. G. BESPALOVA, I. V. BORISSOVA. GERMINATION PECULIARITIES OF CARIOPSES OF *STIPA* L. (*POACEAE*)

Изучена всхожесть 14 видов ковыля (7 из Центрального Казахстана и 7 из Монголии).[1] Не у всех видов ковылей зерновки обладают первичным покоем: у представителей секции *Smirnovia* они прорастают сразу же после созревания, у остальных видов они имеют неодинаковый по глубине покой. Всхожесть, энергия и начало прорастания зерновок изменяются в годичном цикле, но ход изменений у разных видов неодинаков. С годами при сухом хранении всхожесть зерновок у различных видов изменяется по-разному. Всхожесть у одних и тех же видов в разные по метеорологическим условиям годы неодинакова. То же наблюдается в один год, но в различных местообитаниях. Зерновки особей разного возраста имеют неодинаковую всхожесть. Зерновки, образовавшиеся в результате клейстогамного цветения, обладают хорошей всхожестью. В природных условиях всходы всех видов ковылей появляются периодически за счет семян нового урожая и запаса их в почве.

Выяснение закономерностей жизни ценопопуляций отдельных видов невозможно без анализа их семенного возобновления. Определение количества (семенной продуктивности) и качества (жизнеспособности) семян, а также наличия покоя и его характера, регулирующих уровень численности вида, является первым этапом в познании онтогенеза растений. К настоящему времени, в частности, для степных эдификаторов — ковылей — эти вопросы исследованы недостаточно, за исключением семенной продуктивности (Беспалова, 1962, 1969, 1974, 1976).

В отечественной литературе имеется всего одна работа, специально посвященная всхожести зерновок ковылей (А. М. Овеснов, С. А. Овеснов, 1971). Опыты авторов по проращиванию зерновок *Stipa capillata* L., *S. joannis* Čelak. (=*S. pennata* L. s. l.),[2] *S. rubens* P. Smirn. (=*S. zalesskii* Wilensky s. l.) и *S. stenophylla* Czern. (=*S. tirsa* Stev.) показали, что они обладают покоем. Только у *S. capillata* он преодолевается при сухом хранении в течение 2—3 лет. Переменные температуры и стратификация при 1—4° С практически не оказали влияния на всхожесть. Лишь накалывание зерновок или обрезание их верхушек значительно ускоряют прорастание и повышают всхожесть.

Некоторые сведения по всхожести и наличию или отсутствию покоя у отдельных видов ковыля имеются также в работах Мак-Алистера (McAlister, 1943, цит. по: Крокер, Бартон, 1955), А. Н. Пономарева, Л. Ф. Зворыкиной (1949), Даусона, Гейнричса (Dawson, Heinriches, 1952, цит. по А. М. Овеснов, С. А. Овеснов, 1971), А. П. Стешенко (1963), З. Г. Беспаловой (1976). Почти все авторы отмечают у зерновок ковылей наличие покоя.

В настоящей статье приводятся результаты изучения всхожести и особенности прорастания 14 видов ковыля. Семенной материал собран в 1959—1969 гг. в Казахстане (Карагандинская обл., Жана-Аркинский р-н: сопки Коксенгир; Актогайский р-н: сопки Бегазы), а также в 1970—1976 гг. в Монгольской Народной Республике (Южно-Гобийский аймак: Булган сомон, горы Гурван-Сайхан; Центральный аймак: Унджул сомон; Ара-Хангайский аймак: Тэвшрулэх сомон).

---

[1] По материалам Казахстанской биокомплексной экспедиции Ботанического и Зоологического институтов АН СССР и Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции.

[2] В скобках приведены современные названия этих видов ковыля (Цвелев, 1976).

Данные о природных условиях районов исследования публиковались неоднократно (Юнатов, 1950, 1974; Биокомплексные исследования в Казахстане, ч. ч.1, 2 (1969), ч. 3 (1976); Гордеева, 1972, 1974).

Объектами исследования были следующие эдификаторы и доминанты сообществ разнотравных, сухих и опустыненных степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника (ЦКМ) и Монголии (МНР), а также специфических для Монголии пустынных степей (Юнатов, 1950, 1974) из рода *Stipa* L. (по Н. Н. Цвелеву, 1976).

Виды	Место сбора семян
Секция *Achnatheropsis* Tzvel.	
Stipa sibirica (L.) Lam.	МНР, Тэвшрулэх
Секция *Leiostipa* Dum.	
S. capillata L.	ЦКМ, Коксенгир
S. sareptana A. Beck.	ЦКМ, Коксенгир, Бегазы
S. krylovii Roshev.	МНР, Унджул, Гурван-Сайхан
S. baicalensis Roshev.	МНР, Тэвшрулэх
Секция *Barbatae* Junge	
S. breviflora Griseb.	МНР, Гурван-Сайхан
S. orientalis Trin.	ЦКМ, Коксенгир, Бегазы
S. lessingiana Trin. et Rupr.	ЦКМ, Коксенгир, Бегазы
Секция *Stipa*	
S. kirghisorum P. Smirn.	ЦКМ, Коксенгир, Бегазы
S. zalesskii Wilensky	ЦКМ, Коксенгир
S. pennata L.	ЦКМ, Коксенгир, Бегазы
Секция *Smirnovia* Tzvel.	
S. glareosa P. Smirn.	МНР, Булган, Гурван-Сайхан
S. klemenzii Roshev.	МНР, Унджул, Номгон, Эрденэдалай
S. gobica Roshev.	МНР, Булган, Гурван-Сайхан

По мнению М. Г. Николаевой (1967), определенные закономерные связи между особенностями прорастания семян скорее всего существуют в пределах систематических, а не каких бы то ни было экологических групп. Этим объясняется объединение ковылей по секциям в нашем дальнейшем описании, и в первую очередь в таблицах.

Круг вопросов, связанных с изучением прорастания семян, обширен. Наша программа включала выяснение (в условиях лаборатории): 1) оптимального температурного режима для прорастания семян, 2) всхожести свежесобранных семян, 3) сезонной динамики всхожести в годичном цикле, 4) длительности сохранения всхожести с годами, 5) погодичных флюктуаций всхожести. Кроме того, выясняли различия в лабораторной всхожести: у одних и тех же видов из разных местообитаний; у разновозрастных особей; у зерновок, образовавшихся после хазмогамного и клейстогамного цветения. Нас также интересовало, на какой день начинается прорастание и какова энергия прорастания на 7-й день от начала опыта. Что касается длительности прорастания, то у свежесобранных семян она не могла быть выяснена из-за кратковременности опытов (2—3 недели), особенно в связи с поздними сроками созревания семян некоторых видов ковыля.

Наиболее полно изучены казахстанские виды, так как семенная продуктивность у них гораздо выше, чем у монгольских видов (Беспалова, 1962, 1974, 1976).

Методика постановки опытов была следующей: часть созревших зерновок ставили на проращивание в полевых условиях сразу же после сбора, остальные хранили в лаборатории. Через 7—8, 19—20, 32, 60, 96, 108 и 192—204 месяца определялась их всхожесть. Казахстанские ковыли, кроме того, проверены на всхожесть зерновок посезонно и по отдельным возрастным группам, а у *S. sareptana* и *S. capillata* исследовались зерновки, образовавшиеся после клейстогамного цветения. Зерновки помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу при комнатной (20—25 и 24—26° С) и при других температурах (1—3, 3—5, 10, 14—16, 20—25° С).

Число зерновок в чашке Петри в зависимости от их размеров было от 25—50 до 100 в 2—4 (6)-кратной повторности.[3] В конце опыта жизнеспособность оставшихся зерновок проверялась реакцией на кислый фуксин.

Определение всхожести зерновок при разной температуре необходимо для выявления оптимального режима их прорастания в лабораторных условиях. Опыт показал (табл. 1), что оптимальной температурой является 24—26° С, в этих вариантах процент всхожести зерновок был выше, прорастание начиналось раньше, энергия его была более высокая. Почти во всех вариантах опыта при температуре 1—3° С всхожести не было. Температура 14—16° С (и переменная) несколько задерживает начало прорастания и увеличивает его период. Кроме того, данные, приведенные в табл. 1, показывают, что при одинаковой температуре даже у одного вида ковыля (если зерновки собраны в разные годы) всхожесть и энергия прорастания различны. Выше она у зерновок, сформированных в год с благоприятными погодными условиями весной, а также в период пыления и созревания (Беспалова, 1962).

ТАБЛИЦА 1

Зависимость всхожести зерновок ковылей от температуры

Вид	Год сбора и срок хранения	Температура в опыте, °С	Продолжительность опыта, дни	Начало прорастания, день	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %
Секция *Leiostipa*						
Stipa sareptana	1959, 32 мес.	1—3	35	Не проросли	0	0
		14—16	35		0	0
		24—26	35	6	2	2
	1960, 20 мес.	14—16	25	5	12	50
		24—26	27	7	24	28
	1961, 8 мес.	14—16	35	5	7	52
		24—26	35	5	70	88
		(1—3)—(24—26)	35	7	19	76
Секция *Barbatae*						
S. orientalis	1959, 32 мес.	14—16	30	5	9	13
		24—26	30	4	5	11
	1961, 8 мес.	14—16	30	8	1	12
		24—26	30	4	15	20
S. lessingiana	1959, 32 мес.	1—3	35	Не проросли	0	0
		24—26	35	6	2	3
	1960, 20 мес.	1—3	35	30	0	6
		14—16	35	5	2	6
		24—26	35	4	2	6
	1961, 8 мес.	24—26	60	5	5	48
		(1—3)—(24—26)	60	12	0	40
Секция *Stipa*						
S. kirghisorum	1961, 8 мес.	1—3	60	Не проросли	0	0
		24—26	60	7	10	44

Примечание. Смена режима в опыте с переменной температурой (1—3)—(24—26)° проводилась через неделю. Все непроросшие семена оказались гнилыми.

---

[3] Число зерновок монгольских видов ковыля (ковыльков) было иногда и меньшим (10—15) в зависимости от того, сколько их удавалось собрать.

Наличие первичного (Работнов, 1950) и особенно вторичного (Крокер, Бартон, 1955; Николаева, 1967) покоя семян способствует сохранению их в почве и поддержанию устойчивости данного вида в фитоценозе. В связи с этим основной задачей, ставившейся при проращивании свежесобранных семян, было выяснение характера первичного покоя у различных видов ковыля.

Не все изученные ковыли имеют первичный покой. Наличие покоя у ранее исследовавшихся видов *Stipa pennata* и *S. zalesskii* (Пономарев, Зворыкина, 1949; А. М. Овеснов, С. А. Овеснов, 1971) подтвердилось и в наших опытах с казахстанскими и ленинградскими семенами (табл. 2).[4] Такой же, как у них, покой выражен у зерновок *S. kirghisorum* из той же секции *Stipa*, у *S. lessingiana* и *S. breviflora* из секции *Barbatae* и *S. capillata* из секции *Leiostipa*. Менее глубокий покой наблюдается у *S. sareptana* и *S. krylovii* из секции *Leiostipa*. Остальные виды — в основном представители секции *Smirnovia*, а также *S. orientalis* из секции *Barbatae* — практически не имеют первичного покоя, так как свежесобранные зерновки их прорастают на 2—6 (7)-й день, а всхожесть довольно высокая (табл. 2).[5]

ТАБЛИЦА 2

Всхожесть и характер прорастания свежесобранных зерновок ковылей Казахстана (ЦКМ) и Монголии (МНР)

Вид	Место сбора	Дата		Продолжительность опыта, дни	Начало прорастания, день	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Число загнивших семян, %	Число непроросших семян, %
		сбора	начала опыта						
Stipa capillata	ЦКМ (К)	6 VIII 1968	7 VIII	33	21	0	20	—	80
S. sareptana	ЦКМ (К)	25 VI 1968	25 VI	56	6	0.5	49	7	44
S. krylovii	МНР (Г)	23 VIII 1970	26 VIII	14	6	2	20	—	80
S. breviflora	МНР (Г)	8 VII 1970	9 VII	62	20	0	57	—	43
	(Г)	18 VII 1971	19 VII	51	9	0	27	—	73
S. orientalis	ЦКМ (К)	9—11 VI 1968	11 VI	24	4	18	39	—	61
	(Б)	21 VI 1969	21 VI	24	2	53	67	—	33
S. lessingiana	ЦКМ (К)	9 VI 1968	10 VI	16	9	0	2	—	98
	(Б)	18 VI 1969	20 VI	24	—	0	0	—	100
S. kirghisorum	ЦКМ (К)	9 VI 1968	10 VI	16	10	0	1	—	99
	(Б)	21 VI 1969	22 VI	38	24	0	16	—	84
S. zalesskii	ЦКМ (К)	12 VI 1968	12 VI	14	—	0	0	—	100
	(Б)	24 VI 1969	26 VI	35	—	0	0	—	100
	Ленинград	23 VII 1969	23 VII	60	19	0	2	—	98
S. pennata	ЦКМ (К)	23 VI 1968	23 VI	16	13	0	1	—	99
	(Б)	25 VI 1969	26 VI	35	16	0	28	—	72
	Ленинград	12 VIII 1968	13 VIII	34	24	0	2	—	98
S. glareosa	МНР (Бул)	7—19 VII 1971	19 VII	41	4	40	85	14	1
	(Г)	25 VII 1971	1 VIII	40	5	66	82	11	7
S. klemenzii	МНР (Э)	6 VII 1970	8 VII	30	6	15	58	0	42
	(Н)	6 VIII 1970	8 VIII	23	3	73	93	3	4
	(Э)	6 VII 1970	8 VII	60	6	2—4	50	0	50
S. gobica	МНР (Г)	6 VII 1970	7 VII	62	5	17	74	10	16
	(Г)	18 VII 1971	19 VII	58	7	2.5	85	7	8
	(Бул)	13 VII 1971	13 VII	58	5	26	79	10	11
	(Бул)	15 VII 1971	19 VII	50	4	16	75	—	25

Примечание. Здесь и в других таблицах приняты следующие сокращения: ЦКМ — Центрально-Казахстанский мелкосопочник: К — урочище Коксенгир, Б — урочище Бегазы; МНР — Монгольская Народная Республика: Г — Гурван-Сайхан, Бул — Булган сомон, Н — Номгон сомон, Э — Эрдендалай сомон.

---

[4] Зерновки *S. zalesskii* были собраны на опытных участках Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

[5] Зерновки проращивались при температуре 20—25° С (в стационарах МНР — до 30° С).

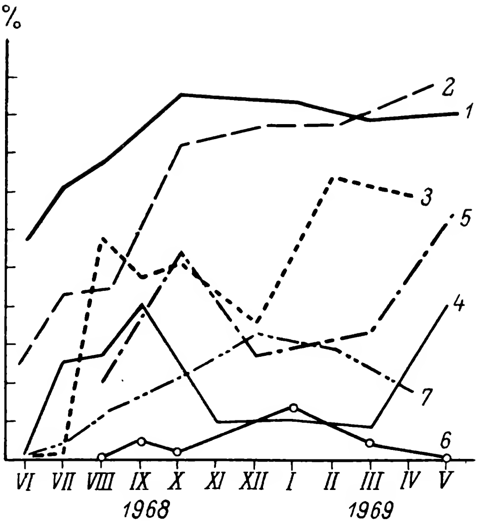


Рис. 1. Сезонная динамика всхожести зерновок ковылей.

1 — Stipa sareptana, 2 — S. orientalis, 3 — S. kirghisorum, 4 — S. lessingiana, 5 — S. capillata, 6 — S. zalesskii, 7 — S. pennata.

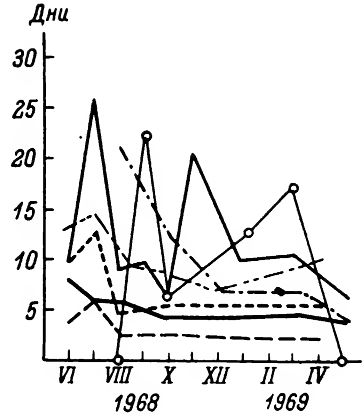


Рис. 2. Сезонная динамика сроков (в днях) начала прорастания зерновок ковылей.

1—7 — то же, что на рис. 1.

Энергия прорастания свежесобранных семян в основном низкая, за исключением ковыльков (секция *Smirnovia*) и *S. orientalis* (до 53—73%).

В разные годы и в различных местообитаниях всхожесть свежесобранных семян у одноименных видов неодинакова, по-видимому, из-за различной степени их зрелости.

Характер прорастания у разных ковылей также неодинаков (причем он остается и у хранившихся в сухом состоянии семян). Ускоренное прорастание наблюдается у ковыльков *S. glareosa*, *S. klemenzii* и у *S. orientalis*. Зерновки остальных видов прорастают медленно (растянуто), порциями.

Таким образом, среди ковылей имеются виды, зерновки которых способны прорастать сразу после созревания — это в основном представители секции *Smirnovia*. Виды секции *Stipa* и отчасти *Barbatae* обладают покоем. Промежуточное положение в этом отношении занимают представители секции *Leiostipa* (кроме *S. capillata*), покой у которых выражен, но он быстрее снимается при сухом хранении зерновок, чем у перистых ковылей (секция *Stipa*). Этот вывод подтверждается изучением сезонной динамики всхожести (рис. 1). Через 2 месяца после созревания значительно увеличилась всхожесть у зерновок *S. capillata* и *S. kirghisorum*, через 3 месяца — у *S. lessingiana* и *S. orientalis*, через полгода — у *S. pennata* и в меньшей степени у *S. zalesskii*. Наши наблюдения подтверждают мнение о том, что у семян одного и того же вида на юге покой менее глубокий, чем на севере (Зеленский, 1939; Кальянов, 1952, и др.). Так, по данным А. М. и С. А. Овесновых (1971), у зерновок *S. capillata* в Челябинской обл. всхожесть свежесобранных семян 34—35%, а по нашим в Карагандинской обл. (т. е. южнее) — 20%. Через 3 месяца в первом случае всхожесть 19—20, во втором — 50%. Бо́льшая разница наблюдается во всхожести *S. pennata*: в Челябинской обл. через 6 месяцев она составляет 0.5—1, а в Карагандинской — 33%. Отсюда следует, что в пустынных степях покой у зерновок этих ковылей преодолевается несколько раньше, чем в луговых. Интересно, что на Восточном Памире у зерновок *S. glareosa* выражен покой (Стешенко, 1963), а на юге Монголии его совсем нет (табл. 2).

Все это позволяет сделать вывод о том, что зерновки многих видов ковыля обладают физиологическим покоем разной глубины (по классификации М. Г. Николаевой, 1967), который снимается при сухом хранении.

Наличие периодичности в прорастании семян — явление, широко известное. У многих видов имеются два максимума прорастания: весной и осенью (Николаева, 1967), есть виды с летним (Шацкая, 1960) или с осенним (Крокер, Бартон, 1955) максимумом всхожести.

Всхожесть зерновок ковылей в разные сезоны года также оказалась неодинаковой, причем ход этих изменений различен (рис. 1). У одних видов он носит характер двувершинной кривой с пиками, приуроченными к осеннему (сентябрь—октябрь) и весеннему (май) времени. Особенно четко этот тип кривой выражен у *S. lessingiana* и *S. capillata*, менее четко — у *S. kirghisorum* (все—представители разных секций). У других видов ход сезонных изменений всхожести носит характер одновершинной кривой с максимумом в осеннее (октябрь) — *S. sareptana*, зимнее (декабрь—январь) — *S. pennata*, *S. zalesskii* или весеннее (апрель) — *S. orientalis* — время.

Сезонные колебания наблюдаются у некоторых видов (*S. lessingiana*, *S. capillata*, *S. pennata*, *S. zalesskii*) и в сроках начала прорастания (рис. 2). У всех изученных казахстанских видов ковыля, кроме *S. pennata*, к весне начало прорастания зерновок ускоряется. Самая высокая всхожесть (от 58 до 97%) в течение всего года характерна для *S. sareptana* при небольших сроках (3—5, а летом 7 дней) до начала прорастания. Самая низкая всхожесть наблюдалась у *S. zalesskii* (1—14%).

Итак, у ковылей намечаются два типа сезонных изменений всхожести зерновок: с одним и с двумя максимумами, причем в каждой секции представлены оба типа.

Повторные проращивания зерновок через определенные промежутки времени позволяют судить о длительности жизни семян, т. е. о времени сохранения всхожести. Наши наблюдения носили нерегулярный характер (табл. 3). Проращивались семена, собранные в разные годы, так как продуктивность была различной и запаса одного года не хватало на многие опыты. Однако и по таким данным можно сделать некоторые выводы.

ТАБЛИЦА 3

Зависимость всхожести зерновок ковылей (в процентах) от сроков их хранения

Вид	Год	Сроки хранения						
		0—1 месяц	7—8 месяцев	1.5—2 года	3—4 года	5—7 лет	8—9 лет	16—17 лет
Stipa sareptana	1959	—	—	—	2	—	—	—
	1960	—	—	28	—	—	—	—
	1961	—	88	—	—	—	—	9
	1968	58	—	—	—	—	60	—
	1969	—	—	—	—	—	85	—
S. krylovii	1970	20	—	—	—	—	—	—
	1973	—	—	46	46	45	—	—
	1974	—	—	—	89	—	—	—
	1975	—	90	—	82	—	—	—
	1976	—	—	91	—	—	—	—
S. baicalensis	1975	—	19	70	—	—	—	—
S. orientalis	1961	—	20	—	—	—	—	—
	1968	28	—	—	—	—	0.2	—
S. lessingiana	1959	—	—	—	3	—	—	—
	1960	—	—	6	—	—	—	—
	1961	—	—	—	48	—	—	—
	1962	—	—	—	—	—	—	0
	1968	2	—	—	—	—	32	—
S. kirghisorum	1961	—	44	—	—	—	—	—
	1968	1	—	—	—	—	52	—
	1969	16	—	—	—	—	81	—
S. pennata	1969	28	—	—	—	—	66	—
S. glareosa	1971	85	—	—	—	20	—	—
	1972	—	—	—	—	87	—	—
S. klemenzii	1970	96	—	—	—	—	—	—
	1973	—	—	—	—	0	—	—
	1976	—	—	93	—	—	—	—

Сохранение всхожести с годами зависит в первую очередь от качества семян, от степени их зрелости. Поэтому как в разных условиях обитания, так и в различные годы на одном местообитании (табл. 1—3) качество семян может быть неодинаковым и длительность жизни их разная (табл. 3). Рассмотрим это на примере *S. sareptana*. Зерновки его, собранные в относительно благоприятном 1968 г. на Коксенгире, имели всхожесть 58% и сохранили ее через 9 лет (60%). Зерновки, собранные в очень влажном 1960 и в сухом 1959 гг., показали невысокую всхожесть, которая в первом случае через 1.5 года не превышала 30%, а во втором — через 3 г. — фактически была утрачена (2%). Собранные в разных местообитаниях, но в благоприятные годы (на Коксенгире в 1968 г., а на Бегазах в 1969 г.) зерновки *S. sareptana* через 8—9 лет еще сохраняли хорошую всхожесть. Интересно, что зерновки, сформировавшиеся на Коксенгире в очень сухом 1961 г. (крайне засушливой была ранняя весна), имели прекрасную всхожесть — 88% (7—8 мес. после сбора), через 16 лет 9% их были еще живыми. Значит, поскольку в основном на качество семян влияют метеорологические условия в момент их завязывания и формирования, то и в засушливые в целом годы могут сформироваться полноценные зерновки.

У *S. krylovii* зерновки, по-видимому, также долго сохраняют всхожесть. Так, семена 1973 г. за 5 лет не понизили всхожести, она осталась на уровне 45—46% (табл. 3).

Известно, что после длительного сухого хранения всхожесть семян у многих растений повышается (Крокер, Бартон, 1955; Нечаева, 1958; Стешенко, 1966; Николаева, 1967; Полозова, 1974, и др.). У ковылей также наблюдается это явление (табл. 3). Так, у *S. baicalensis* (сбор 1975 г.) через 7—8 мес. всхожесть была 19%, а через 19—20 мес. у тех же зерновок — 70%; у *S. lessingiana* (сбор 1968 г.) всхожесть свежесобранных семян составляла 2%, через 9 лет — 32%. Такая же закономерность наблюдается у *S. kirghisorum* и *S. pennata*.

Таким образом, зерновки ковылей могут сохранять всхожесть более 10 лет, поэтому они накапливаются в почве, так как условия для прорастания их бывают благоприятными не ежегодно (Биокомплексные исследования в Казахстане, ч. 3, 1976). Интересно отметить, что сообщества из *S. lessingiana* на Коксенгире находятся на южном фитоценотическом пределе (для равнин). Может быть, поэтому ее зерновки теряют всхожесть быстрее, чем зерновки *S. sareptana*, для сообществ которой фитоценотические условия здесь оптимальны. По-видимому, эти обстоятельства также надо принимать во внимание при изучении всхожести семян эдификаторных видов.

С определенного возраста у травянистых растений по мере старения снижается способность к генеративному возобновлению (Работнов, 1950). Многими исследователями для разных видов растений показано, что у старых особей уменьшаются число вегетативных и генеративных побегов и их высота. Оказалось, что семенная продуктивность (число зерновок на 1 побег) с возрастом почти не снижается.

Вид	Возрастная группа			
	I	II	III	IV
Stipa sareptana	25	30	24	23
S. orientalis	9	10	9	8
S. lessingiana	9	9	9	6

Однако всхожесть зерновок и энергия прорастания у разных видов ковыля изменяются с возрастом неодинаково (табл. 4). У одних (*S. sareptana* — лежавшие семена, *S. lessingiana* — свежесобранные семена) они наиболее высокие в молодом и старом возрасте, у других (*S. pennata* и *S. sareptana* — свежесобранные семена) — в зрелом состоянии. У *S. sareptana* впервые зацветшие и близкие к сенильным особи имеют самую высокую всхожесть — 99%.

После 8 лет сухого хранения зерновки этого ковыля сохранили во всех возрастных состояниях хорошую всхожесть, и снова наибольшей была всхожесть у молодых и старых особей. У *S. lessingiana* после 9-летнего хранения зерновок всхожесть понизилась: у молодых — в 6 раз, у средневозрастных — в 4 раза, у стареющих — в 2 раза, а у старых особей она практически не изменилась.

ТАБЛИЦА 4

Всхожесть и характер прорастания зерновок у разновозрастных особей ковылей

Вид	Место и год сбора	Срок хранения, месяцы	Продолжительность опыта, дни	Температура в опыте, °С	Возрастная группа	Начало прорастания, день	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Число загнивших семян, %	Число непроросших семян, %
Stipa sareptana	ЦКМ (К), 1968	6	32	20—25	I	4	49	97	1	2
					II	4	62	94	1	5
					III	4—5	59	96	1	3
					IV	4	48	95	2	3
	ЦКМ (Б), 1969	96 (8 лет)	35	24—26	I	3	89	89	11	—
					II	3	76	76	24	—
					III	3	77	77	23	—
					IV	3	87	88	12	—
S. orientalis	ЦКМ (К), 1968	108 (9 лет)	35	24—26	I	Не проросли	0	0	100	—
					II	То же	0	0	100	—
					III	5	1	1	99	—
					IV	Не проросли	0	0	100	—
S. lessingiana	ЦКМ (К), 1968	6	55	1—2	I	19	0	75	11	14
					II	23	0	71	15	14
					III	20	0	67	5	28
					IV	23	0	70	12	18
	ЦКМ (К), 1968	108 (9 лет)	35	24—26	I	3	11	12	88	—
					II	3	18	18	82	—
					III	3	37	37	63	—
					IV	3	64	64	36	—
S. kirghisorum	ЦКМ (Б), 1969	96 (8 лет)	35	24—26	I	3	73	80	20	—
					II	3	80	82	18	—
S. pennata	ЦКМ (Б), 1969	96 (8 лет)	35	20—25	I	5	14	32	28	—
					II	4	21	40	60	—
					III	3	25	33	67	—
					IV	4	8	30	70	—

Примечание. Возрастные группы: I — молодые, II — средневозрастные, III — стареющие, IV — старые особи (см. Борисова, Попова, 1971).

У *S. orientalis* через 9 лет очень слабую всхожесть сохранили только зарновки стареющих особей, а у *S. kirghisorum* и *S. pennata* через 8 лет все возрастные группы имели примерно одинаковую всхожесть. По началу прорастания зерновок возрастные группы почти не различаются, особенно после длительного хранения семян. Однако видно, что эти сроки ускоряются у всех видов (табл. 4). Так, у *S. lessingiana* — с 19—23 до 3 дней, у *S. pennata* — с 13—19 у свежесобранных семян до 3—5 дней у хранившихся 8 лет (табл. 2 и 4).

Таким образом, всхожесть зерновок у особей разных возрастных состояний у одних ковылей различается в большей, у других — в меньшей степени. Самые всхожие семена одни виды формируют в молодом и старом возрасте, другие — в зрелом. Исследования такого рода еще должны быть продолжены, так как наших данных недостаточно для выяснения общих закономерностей.

В засушливые годы у некоторых видов (*S. capillata*, *S. sareptana*, *S. lessingiana*, *S. pennata* и др.) наблюдается закрытое (клейстогамное) цветение. Несмотря на большой процент пустоцвета (60—80%), сформировавшиеся зерновки у *S. capillata* и *S. sareptana* имеют хорошее качество и высокую всхожесть (табл. 5). При длительном хранении она снижается, но через 9 лет еще составляет 57%. Зерновки, образовавшиеся при хазмогамном

ТАБЛИЦА 5

Всхожесть и характер прорастания зерновок ковылей, образовавшихся в результате клейстогамного цветения

Вид	Место и год сбора	Срок хранения, месяцы	Температура в опыте, °С	Длительность опыта, дни	Начало прорастания, дни	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Число загнивших семян, %	Число непроросших семян, %
Stipa sareptana	ЦКМ (К), 1968	9.5	18—20	45	3—4	55	95	2	3
	ЦКМ (Б), 1969	108	24—26	35	3	44	57	—	43
S. capillata	ЦКМ (К), 1968	9	18—20	30	4	42	64	—	36

цветении, имеют всхожесть не более высокую, чем при клейстогамном (ср. табл. 1—4).

В полевых условиях всходы ковылей появляются не ежегодно за счет свежих семян и за счет запаса их в почве, так как в крайне сухие годы цветение у ковылей не наблюдается. Прорастание зерновок чаще всего происходит в весеннее время или осенью, реже — летом. У *S. lessingiana*, например, на 1 м^2 насчитывается до 30 всходов весной, а к осени более 60% их отмирает (Биокомплексные исследования в Казахстане, ч. 2, 1969).

Таким образом, изучение всхожести и характера прорастания 14 видов ковыля из секций *Achnatheropsis*, *Leiostipa*, *Barbatae*, *Stipa* и *Smirnovia* показало следующее.

1. Оптимальной для прорастания зерновок всех изученных ковылей является температура 24—26° С. Пониженная и переменная температуры затягивают начало и общий период прорастания, уменьшают энергию прорастания.

2. Первичный покой семян не выражен у ковылей из секции *Smirnovia* и у *S. orientalis* из секции *Barbatae*, неглубокий физиологический покой разной степени имеется у представителей секций *Leiostipa* и *Stipa*, а также у *S. breviflora* и *S. lessingiana* из секции *Barbatae*.

3. Изменения всхожести и энергии прорастания в годичном цикле у различных видов неодинаковы. Наметились две группы ковылей: одна — с двумя максимумами повышенной всхожести зерновок (осенним и весенним), другая — с одним в осеннее, зимнее или весеннее время. К весне начало прорастания зерновок у всех видов ковыля ускоряется.

4. В различные по метеорологическим условиям годы в одном местообитании и в разных местообитаниях формируются семена разного качества, обладающие неодинаковой всхожестью.

5. Продолжительность сохранения всхожести в первую очередь зависит также от качества семян (степени их зрелости). Зерновки ковылей могут прорастать после 10 и более лет сухого хранения. С годами у ковылей сокращается период прорастания, а кривая изменения всхожести носит одновершинный характер.

6. Несмотря на уменьшение числа генеративных побегов по мере старения особей, качество и всхожесть зерновок у старых особей могут быть такими же высокими, как и у молодых.

7. Всхожесть зерновок, образовавшихся после клейстогамного и после хазмогамного цветения, существенно не различается.

На примере ковылей подтвердилось существование таких закономерностей, как: а) наличие сезонный периодичности в прорастании зерновок, б) зависимость всхожести и глубины покоя от качества семян (местообитания материнских особей, метеорологических условий года и т. п.), в) повышение всхожести после некоторого времени сухого хранения зерновок. Нет существенного понижения всхожести зерновок (как можно было ожидать) по мере старения особей, а также у клейстогамно цветущих побегов.

ЛИТЕРАТУРА

Беспалова З. Г. 1962. К эколого-биологической характеристике цветения и диссеминации некоторых видов ковылей в Центральном Казахстане. Проблемы ботаники, 6. — 1969. Цветение и опыление, распространение зачатков, семенная продуктивность *Stipa lessingiana* и *S. sareptana*. В кн.: Биокомплексные исследования в Казахстане, 2. — 1974. Особенности цветения и плодоношения степных и пустынных растений Северной Гоби. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР, Л. — 1976. Численность и возрастной спектр доминирующих ценопопуляций. В кн.: Биокомплексные исследования в Казахстане, 3.

Биокомплексные исследования в Казахстане. 1969. Ч. 1., 2. — 1976. Ч. 3.

Борисова И. В., Т. А. Попова. 1971. Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков. Бот. ж., 56, 5.

Гордеева Т. К. 1972. Комплексные стационарные исследования природных кормовых угодий Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 57, 2. — 1974. Основные черты растительности пустынно-степного стационара Булган-сомон. В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР, Л.

Зеленский М. А. 1939. О природе «покоя» у семян груши. Докл. ВАСХНИЛ, 15.

Кальянов Д. Г. 1952. Влияние влажности, условий выращивания и хранения семян на длительность периода их покоя. Тр. Днепропетровск. сел. хоз. инст., 5.

Крокер В., Л. Бартон. 1955. Физиология семян. ИЛ, М.

Нечаева Н. Т. 1958. Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий.

Николаева М. Г. 1967. Физиология глубокого покоя семян.

Овеснов А. М., С. А. Овеснов. 1971. К экологии прорастания зерновок ковылей. Экология, 3.

Полозова Т. Г. 1974. Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра. Бот. ж., 59, 4.

Пономарев А. Н., Л. Ф. Зворыкина. 1949. К биологии ковылей. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 5, 1.

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 (геобот.), 6.

Стешенко А. П. 1963. Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира. Бот. ж., 48, 7. — 1966. О всхожести семян растений Полярного Урала. Бот. ж., 51, 2.

Цвелев Н. Н. 1976. Злаки СССР.

Шацкая М. Г. 1960. Зависимость всхожести семян эфемеровых растений от сроков и условий их хранения. Тр. инст. каракулеводства, 10.

Юнатов А. А. 1950. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. — 1974. Пустынные степи Северной Гоби в МНР. В кн.: Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, 4. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IX 1978.

SUMMARY

The laboratory germination of caryopses of 14 feather-grass species from sections *Achnatheropsis*, *Leiostipa*, *Barbatae*, *Stipa* and *Smirnovia* has been studied. The optimal temperature for germination is 24—26° C. Initial dormancy is not manifested only in feather-grasses from the section *Smirnovia* and in *Stipa orientalis* (section *Barbatae*). Seasonal periodicity in caryopses germination, dependence of germination and profoundness of dormancy on seed quality have been discovered.

УДК 58(571.56)

В. В. Украинцева, Ю. П. Кожевников

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ РАЙОНА НАХОДКИ КИРГИЛЯХСКОГО МАМОНТЕНКА (ВЕРХОВЬЯ КОЛЫМЫ)

V. V. UKRAINTSEVA, Yu. P. KOZHEVNIKOV. THE VEGETATION OF KIRGILJACH MAMMOTH FIND REGION (THE UPPER PART OF KOLYMA RIVER BASIN)

Показаны основные черты растительности района находки детеныша киргиляхского мамонта, приведен список сосудистых растений, включающий 183 вида. Растительный покров данного района является типичным для внутренних районов юга Магаданской обл.

В конце июля—августе 1977 г. отряд Полярной комплексной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), возглавляемый В. В. Украинцевой, провел изучение современной растительности района находки детеныша мамонта, обнаруженного 23 июня 1977 г. на ручье Киргилях, левом притоке реки Берелех, а также окрестностей поселка Холодный — право- и левобережья Берелех, его притоков — Холодного, Пустого, Киргилях, Безымянного. Собран гербарий сосудистых растений и мхов; при описаниях ключевых участков растительности отобраны поверхностные пробы для палинологического анализа; взяты образцы ископаемых и современных древесин в месте захоронения мамонтенка для дендрохронологического анализа (рис. 1).

Слабо расчлененные, плоские склоны гор (абс. отметки не превышают 1180 м, относительные — 450 м) района исследования более или менее слабо залесены. Низкая пойма (1.0—1.5 м) долины Берелех сухая, хорошо залесена; высокая пойма (2.2—2.5 м) заболочена, на ней часто встречаются старичные и термокарстовые озера.

Климат района резко континентальный. Годовая амплитуда среднемесячных температур 52—53° (средняя температура июля +14°) при годовом количестве осадков 255 мм (Справочники по климату СССР, 1968, 1969). Хотя район и гористый, в нем практически не проявляется котловинный эффект, так как межгорные впадины не замкнуты и горные цепи далеко отстоят друг от друга, поэтому местные антициклональные очаги, являющиеся основой для локальной повышенной континентальности климата, здесь не образуются. Это находит отражение в растительном покрове. В нем нет резко обособленных по структуре и набору видов урочищ, остепненная растительность флористически обеднена по сравнению с близлежащими районами, в составе неостепненной растительности также мало видов, находящихся близ своего северного и восточного пределов распространения. Можно сказать, что данный район в ботанико-географическом отношении является вполне типичным для внутренних районов юга Магаданской обл.

Наибольшие площади занимают разреженные листвяги. Они покрывают пологие склоны гор вплоть до вершин, постепенно уступая господство кедровому стланику. На южных и юго-восточных склонах распространены брусничные листвяги с примесью *Betula platyphylla*, которая не встречается в долинах. В подлеске этих листвягов обычны *B. exilis*, *B middendorffii*, *Salix xerophila*. Изредка встречается *Dasiphora fruticosa*.

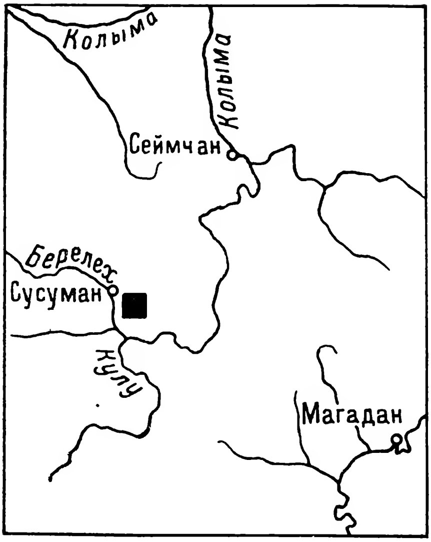


Рис. 1. Место находки детеныша мамонта (черный квадрат).

В напочвенном покрове, кроме кустарничков, обитают *Calamagrostis lapponica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pedicularis labradorica*, *Taraxacum ceratophorum* и др. Близ верхней границы леса, образованной *Pinus pumila*, встречается *Atragene ochotensis*. На северных и северо-западных склонах лиственяги в основном кустарничково-моховые, с теми же элементами подлеска, без примеси *Betula platyphylla*. Кроме обычных кустарничков: багульника, голубицы, брусники, шикши, *Arctous erythrocarpa* — в них встречаются *Rhododendron parvifolium* и низкорослая *Rosa acicularis*. Среди разнотравья отмечены *Festuca altaica*, *Agrostis anadyrensis*, *Arctagrostis arundinacea*, *Pedicularis lapponica*, *Valeriana capitata*, *Orthilia obtusata*, *Saxifraga nelsoniana*. На нижних частях склонов найдены *Carex norvegica*, *Gastrolychnis violascens*. На некоторых участках северо-западных склонов в подлеске массовы *Alnus fruticosa* и *A. kamtschatica* (высотой до 3—4 м), а также крупные и высокие кусты *Pinus pumila*, которые растут в данном районе в разных условиях. На нижних каменистых опушках листвягов среди кустов ольхи встречаются *Ribes fragrans* и *Rubus sachalinensis*.

Листвяги распространены также по днищам долин, в частности на низких надпойменных террасах, часто заболоченных. В подобных листвягах, как и в склоновых, обычен подлесок из *Betula exilis*, часто с примесью *Salix myrtilloides*. Обычны те же кустарнички и некоторые травянистые виды. Отличаются межгорные листвяги от склоновых включенными в них болотцами и озерками, в которых растут *Carex dichroa*, *C. rostrata*, *C. rhynchophysa*, *C. lugens* (местами образующая кочкарные участки), *Comarum palustre*, *Ranunculus sceleratus*, *Caltha natans*, *Sparganium hyperboreum*, *Limosella aquatica*, местами обильна *Carex bonanzensis*; на влажных местах встречаются *Stellaria palustris*, *S. longifolia*, *Agrostis anadyrensis*, *Calamagrostis angustifolia* ssp. *tenuis*, *Astragalus alpinus*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsdorffiana*, *Ranunculus affinis*, *Luzula multiflora*, *Beckmania syzigachne*.

Следует отметить отсутствие в данном районе прирусловых разнотравных листвягов с крупным древостоем, описанных И. И. Котляровым (1971, 1973). Эти листвяги, по-видимому, более характерны для менее континентальных районов.

Листвяги на надпойменных террасах граничат с влажными ивово-чозениевыми лесами с подлеском из *Rosa acicularis*, *Ribes triste* и *R. dikuscha*, в котором встречается *Lactuca sibirica*. При усилении заболоченности ивово-чозениевые лески сменяются ивняково-ерниковыми зарослями из *Betula exilis*, *Salix myrtilloides*, *S. fuscescens*, *S. pseudopentandra* (высотой до 3 м).

На сухих участках кратковременно затопляемой надпоймы распространены тополево-чозениево-лиственничные леса с подлеском из *Salix xerophila*, *S. schwerinii*, *Ribes triste*, *R. dikuscha*, *Pinus pumila*, *Juniperus sibirica* (редко), *Rosa acicularis*, *Dasiphora fruticosa* (редко). Здесь же на сырой лужайке встречена *Betula extremiorientalis*. На разных участках получают преобладание разные виды, в том числе древесные. Важно, однако, отметить, что чистых чозениевых лесов в данном районе не имеется; всюду эта порода играет роль большей или меньшей примеси (рис. 2).

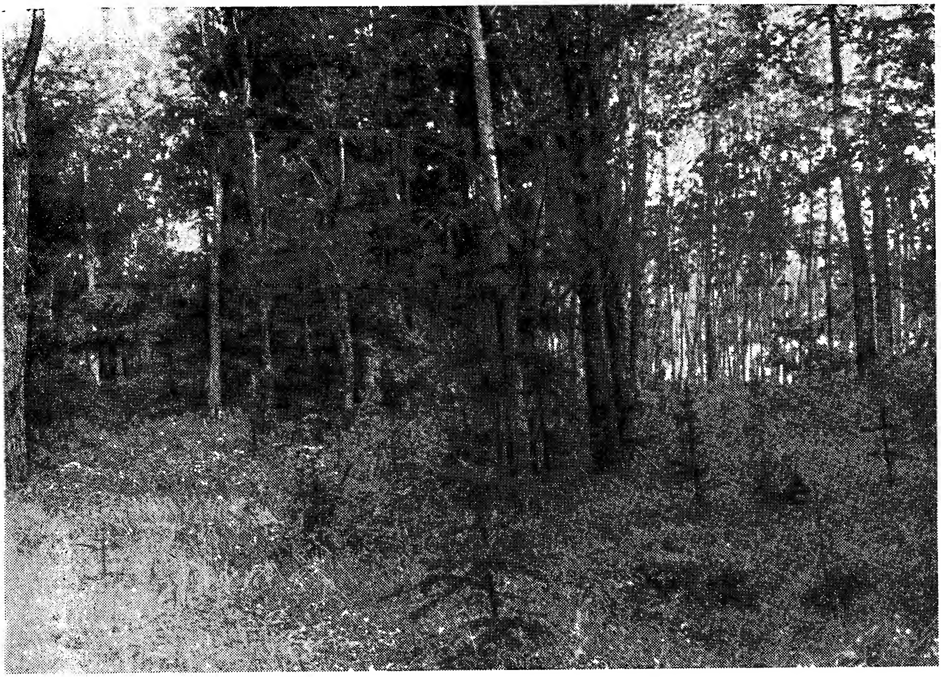


Рис. 2. Лес тополево-чозениево-лиственничный, сухая пойма р. Берелех.

В этих лесах существуют сухие и влажные участки, соответственно имеющие ксеро- и мезоморфный облик напочвенной растительности. Сухие участки обычно приурочены к прогалинам, влажные — к местам с сомкнутым древостоем. Замечено, что многие виды с равной вероятностью встречаются и на тех, и на других участках. Некоторые виды предпочитают вполне определенные условия. Например, только на сухих полянках обитают *Poa attenuata*, *Botrychium lunaria*, *Coeloglossum viride*, *Plantago depressa*, *Draba cinerea*. На них встречаются также виды степоидов: *Chamaerhodos erecta*, *Arenaria tschuktschorum*. Вполне обычны и эрикоидные кустарнички, в том числе *Linnaea borealis*. Флористический состав этих лесов, учитывая разреженные участки и полянки, довольно богат. Он включает *Pyrola incarnata*, *Orthilia obtusata*, *Atragene ochotensis*, *Festuca altaica*, *Bromopsis pumpelliana*, *Elymus confusus*, *E. kronokensis* ssp. *subalpinus*, *Poa glauca*, *Galium verum*, *Trisetum spicatum*, *Agrostis anadyrensis*, *Hierochloë odorata*, *Lathyrus pilosus*, *Astragalus schelichovii*, *A. frigidus*, *Aconitum delphinifolium* ssp. *anadyrense*, *Pulsatilla dahurica*, *Polemonium acutiflorum*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsdorffiana*, *Aster sibiricus*, *Stellaria ciliatosepala*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, *Carex pallida*, *Trisetum spicatum*, *Festuca brachyphylla*, *Vicia macrantha*, *Oxytropis middendorffii*, *Cnidium ajanense* var. *longifoliolobatum*, *Gastrolychnis angustiflora* ssp. *tenella*. Особенно примечательна находка *Ophelia chinensis*, представляющая самое северное нахождение этого вида, дополняющего списки А. П. Хохрякова (1976, 1978). Местами эти леса характеризуются значительной сомкнутостью. Во многих случаях имеется обильный подрост лиственницы. Заметно, что в этих случаях происходит сукцессия. Лиственный лес сменяется листвягом. Подобная сукцессия была описана В. Н. Васильевым (1956) для Анадырского края, притом для наиболее континентальной его части — верховьев Анадыря.

Можно отметить, что в районе Берелеха массовый подрост лиственницы имеет возраст порядка 40—50 лет. Это намечает временную веху начала существенного изменения растительного покрова данного района. Подрост находится в отличном состоянии. По мере увеличения почвенной влаги в тополевых лесах увеличивается участие *Salix schwerinii*. Под пологом такого леса местами образуется злаковый покров из *Poa urssulensis*, местами формируется разнотравье с участием *Rosa acicularis*, *Urtica angustifolia*, *Aconitum delphinifolium*, *Astragalus frigidus*.

По мере удаления от русел леса обычно переходят в кустарниковые заросли (ивняки, ерники) или кочковатые болота с доминированием *Eriophorum vaginatum* или *Carex lugens*. На таких болотах обитают *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis lapponica*, *Stellaria palustris*, *Parnassia palustris*, *Pedicularis labradorica*. Местами массова *Salix fuscescens*, вполне обычна *Spiraea salicifolia*, которая на ровных участках совместно с *Chamaenerium angustifolium* образует заросли.

По соседству с кочкарными болотами обнаруживаются сфагновые болота с *Oxycoccus microcarpus*, *Smilacina trifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Chamaedaphne calyculata*. Некоторые смежные с болотами и заболоченными зарослями кустарников участки можно отнести к влажным лугам. На них обитают *Luzula multiflora*, *Erigeron elongatus*, *Tanacetum boreale*, *Ptarmica alpina*.

Как только начинается уклон, болота сменяются моховыми ерниками, которые поднимаются на пологие шлейфы гор.

Собственно галечники весьма бедны флористически, что вообще характерно для континентальных районов Магаданской обл. На них обитают преимущественно пионерные, часто сорные виды: *Polygonum aviculare*, *Chenopodium album*, *Descurainia sophioides*, *Juncus bufonius*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsdorffiana*, *Potenttilla norvegica*, *P. inquinans* (растет и на склонах к ручьям), *Artemisia leucophylla*, *Crepis gmelinii*, *Erigeron elongatus*, *Galium verum*, *Corydalis sibirica*, *Hordeum jubatum*; здесь же найден *Ranunculus pygmaeus*; спорадически встречаются *Gnaphalium sibiricum* и *Stellaria media*. По бровкам ручьев растут гидрофильные виды *Rorippa palustris*, *R. hispida*, а на спадающих к ручьям небольших склонах существует осоково-злаково-разнотравная растительность весьма бедного состава, в которой отмечены *Epilobium davuricum*, *Sedum purpureum*, *Gentiana barbata*, *G. tenella*, *Polygonum viviparum*. Здесь же нередки ивняковые заросли, среди которых встречены *Salix rorida* и *S. pulchra* var. *anadyrensis*. В укрытых местоположениях вдоль ручьев сформировались ольховые колки из *Alnus kamtschatica* до 8 м высотой.

На южных и юго-восточных крутых склонах по правому берегу р. Берелех обнаружены степоиды. Их составляют *Arenaria tschuktschorum*, *Chamaerhodos erecta*, *Draba cinerea*, *Potentilla viscosa*, *Allium strictum*, *Atragene ochotensis*, *Aquilegia parviflora*, *Dracocephalum palmatum*, *Saxifraga multiflora*, *Poa attenuata* ssp. *botryoides*, *Calamagrostis purpurascens*, *Campanula rotundifolia* ssp. *langsdorffiana*, *Silene repens*, *Vicia macrantha*, *Arabis turczaninovii*, *Rosa acicularis*, *Ptarmica alpina*.

Степоиды наблюдались только на склонах относительно низких межгорных возвышений и не встречены на собственно горных склонах. Следует отметить некоторую флористическую обедненность степоидов данного района по сравнению с несколько более западными остепненными участками Сусуманского р-на (Хохряков, Шаткаускас, 1973). Так, здесь не найдены *Orostachys spinosa*, *Thalictrum foetidum*, *Pulsatilla ajanensis*, *Artemisia lagocephala*, *Astragalus fruticosus* и др. Как отметил А. П. Хохряков (цит. соч.), верхнеколымские остепненные участки вообще обеднены. В них не встречаются, например, типичные представители северо-восточных степоидов *Veronica incana*, *Phlox sibirica*, *Aster alpinus*, *Carex obtusata* и др., обитающие и в более северных и северо-восточных районах, чем верховья Колымы. Обедненность степоидов нашего района обусловлена меньшей площадью индивидуальных степоидов, а следовательно, их иным по сравнению с более западными экологическим потенциалом.

Местные степоиды занимают в ландшафте наиболее прогреваемые участки, что заметно и по смежной с ними растительности. Так, по соседству со степоидами имеются березовые колки из *Betula platyphylla*, отсутствующие в других местах, чаще встречается *Salix xerophila*, обладающая к тому же лучшей жизненностью.

Березы, образующие колки и нижнюю опушку листвягов, достигают высоты 10—12 м. По опушкам колков наблюдается смешанный набор видов, обогащенный термофилами: *Pulsatilla nuttaliana* ssp. *multifida*, *Aquilegia parviflora*, *Galium verum*, *Calamagrostis purpurascens*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus serpyllum* s. l.; здесь же обычны кусты *Pinus pumila*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vicia macrantha*, *Polemonium acutiflorum* и др.

На склонах неюжных румбов, лишенных древесной растительности, произрастают широко распространенные горные виды *Selaginella sibirica*, *Saxifraga punctata*, *S. multiflora*, *Dryopteris fragrans*, *Cassiope ericoides*, *Pedicularis adamsii*, *Gypsophila violacea*, *Aquilegia parviflora*. Местами по крутым каменистым горным склонам до самого подножья спускается *Pinus pumila*, образуя парковые заросли, в которых обитают те же горные виды, что и на открытых участках.

По флористическому делению Хохрякова (1976), наш район находится в пределах наиболее континентального на юге Магаданской обл. Колымского р-на. Кроме широкого распространения нагорных ксерофитов и наличия горно-степных участков, Хохряков указывает на относительное богатство водной и прибрежной флоры в данном районе. Однако его данные касаются всего района, т. е. они суммируют находки редких видов на большой территории. Во всяком случае количество водных и прибрежных видов во флоре района находки мамонтенка не превышает количество этих видов в других районах бассейна Колымы и всего Северо-Востока. Нельзя, конечно, исключить, что некоторые водные виды просто не найдены.

Обследованная площадь составляет около 60 км^2. На ней собрано 183 вида высших растений, перечень которых приведен ниже. Список достаточно полно отражает флору данного района, хотя целый ряд видов явно пропущен, например собран лишь один вид пушицы. Для юга Магаданской обл. характерно среднее число видов в местных флорах — 200—220 (Кожевников, Хохряков, 1976). В районе автотрассы Сусуман—Буркандья обнаружено 288 видов (Поспелова, Тишков, 1976), однако охваченная при этом площадь во много раз превосходит площадь флоры исследованного нами района.

Нужно отметить, что альпийский пояс ввиду его большой удаленности остался практически неисследованным.

Список растений, собранных в районе находки киргиляхского мамонтенка (23 VII—15 VIII 1977)

Dryopteris fragrans (L.) Schott
Botrychium lunaria (L.) Sw.
Equisetum arvense L.
E. fluviatile L.
E. pratense Ehrh.
Selaginella sibirica (Milde) Hieron
Pinus pumila (Pall.) Regel
Larix cajanderi Mayr
Juniperus sibirica Burgsd.
Sparganium hyperboreum Laest.
Hierochloë odorata (L.) Beauv. s. str.
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal
Agrostis anadyrensis Socz.
Calamagrostis angustifolia ssp. *tenuis* (V. Vassil.) Tzvel.
C. lapponica (Wahlb.) Hartm.
C. purpurascens R. Br.
C. purpurea ssp. *langsdorffii* (Link) Tzvel.
Trisetum spicatum (L.) Richt. s. str.
T. spicatum ssp. *molle* (Michx.) Hult.
Beckmania syzigachne (Steud.) Fern.
Poa attenuata Trin. s. str.
P. attenuata ssp. *botryoides* (Trin. ex Griseb.) Tzvel.
P. glauca Vahl
P. urssulensis Trin.
Festuca altaica Trin.
F. brachyphylla Schult.
F. rubra L.
Bromopsis (*Bromus*, *Zerna*) *pumpelliana* (Scribn.) Holub
Elymus confusus (Nevski) Tzvel.
E. kronokensis ssp. *subalpinus* (Newm.) Tzwel.
Hordeum jubatum L.
Eriophorum vaginatum L.
Carex bonanzensis Britt.
C. dichroa Freyn
C. globularis L.

C. lugens H. T. Holm
C. norvegica Retz.
C. pallida C. A. Mey.
C. pediformis C. A. Mey.
C. rigidioides (Gorodk.) V. Krecz.
C. rostrata Stokes
C. rhynchophysa C. A. Mey.
C. sabinensis Less. et Kunth
Juncus bufonius L.
Luzula rufescens Fisch. et E. Mey.
L. multiflora (Ehrh.) Lej.
Smilacina trifolia Desf.
Allium strictum Schrad.
Coeloglossum viride (L.) Hartm.
Populus suaveolens Fisch.
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skv.
Salix fuscescens Anderss.
S. hastata L.
S. myrtilloides L.
S. pseudopentandra Flod.
S. pulchra var. *anadyrensis* (Flod.) A. Skv.
S. rorida Laksch.
S. saxatilis Turcz.
S. schwerinii E. Wolf
S. xerophila Flod.
Betula exilis Sukacz.
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.
B. platyphylla Sukacz.
Alnus fruticosa Rupr.
A. kamtschatica (Regel) Kom.
Urtica angustifolia Fisch.
Polygonum aviculare L.
P. tripterocarpum A. Gray
P. viviparum L.
Chenopodium album L.
Stellaria ciliatosepala Trautv.
S. longifolia Muehl
S. media (L.) Cyr.
S. palustris Ehrh.
Arenaria tschuktschorum Regel
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl
Silene repens Patr.
Gypsophila violacea (Ledeb.) Fenzl
Gastrolychnis (*Melandrium*) *angustiflora* ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh.
G. violascens Tolm.
Caltha arctica R. Br.
C. natans Pall.
Aquilegia parviflora Ledeb.
Aconitum delphinifolium DC.
Pulsatilla dahurica (Fisch.) Spreng.
P. nuttalliana ssp. *multifida* (Pritzel) Aichele et Schwegler
Atragene ochotensis Pall.
Ranunculus affinis R. Br.
R. gmelinii DC.
R. pygmaeus Wahlb.
R. sceleratus L.
Corydalis sibirica (L.) Pers.
Rorippa hispida (DC.) Britt.
R. palustris (Leyss.) Bess.
Draba cinerea Adams
Descurainia sophioides (Fisch.) Schulz
Arabis hirsuta Scop.
A. turczaninovii Ledeb.
Erysimum cheiranthoides L.
Sedum middendorfianum Maxim.
S. purpureum (L.) Schult.
Saxifraga nelsoniana D. Don
S. multiflora Ledeb.
S. punctata L.
Parnassia palustris L.
Ribes dikuscha Fisch.
R. fragrans Pall.
R. triste Pall.
Spiraea salicifolia L.
S. stevenii (Schneid.) Rydb.
Rubus arcticus L.
R. chamaemorus L.
R. sachalinensis Lévl.
Comarum palustre L.
Dasiphora fruticosa (L.) Rydb.
Potentilla inquinans Turcz.
P. norvegica L.
P. stipularis L.
P. viscosa J. Don
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge
Rosa acicularis L.
Astragalus alpinus L.
A. frigidus (L.) Bunge
A. schelichovii Turcz.
Oxytropis deflexa (Pall.) DC.
O. middendorffii Trautv.
O. vassilczenkoi Jurtz.
Hedysarum obscurum L.
Vicia macrantha Jurtz.
Lathyrus pilosus Cham.
Epilobium davuricum Fisch.
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.
Ch. latifolium (L.) Fries
Hippuris vulgaris L.
Cnidium ajanense var. *longifoliolobatum* Gorov. et Belyi
Empetrum nigrum L.
Ledum palustre L.
L. palustre ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.
Rhododendron parvifolium Adams
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don
Andromeda polifolia L.
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench
Arctous erythrocarpa Small
Oxycoccus microcarpus Turcz.
Vaccinium uliginosus L.
V. vitis-idaea L.

Pyrola incarnata Fisch.
Orthilia (*Ramischia*) *obtusata* (Turcz.) Ju. Kozhevn.
Androsace filiformis Retz.
Gentiana barbata Froel.
G. tenella Rottb.
Ophelia chinensis Bunge
Polemonium acutiflorum Willd.
Dracocephalum palmatum Steph.
Thymus serpyllum L. s. l. (*T. pseudoaltaicus* Karav. et Serg.)
Limosella aquatica L.
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.
Pedicularis adamsii Hult.
P. labradorica Wirs.
P. lapponica L.
P. sceptrum-carolinum L.
P. sudetica Willd. s. l.
Euphrasia jacutica Juz. (имеются экземпляры, переходные к *E. frigida* Pugsl.)
Utricularia vulgaris L.
Galium boreale L.
G. verum L.
Valeriana capitata Pall.
Campanula rotundifolia ssp. *langsdorffiana* (Fisch.) Vodop.
Aster sibiricus L.
Erigeron elongatus Ledeb.
Gnaphalium sibiricum Kirp.
Ptarmica alpina (L.) DC.
P. cartilaginea Ledeb.
Tanacetum boreale Fisch.
Artemisia kruhsiana Bess.
A. leucophylla Turcz.
Nardosmia frigida (L.) Hook.
Senecio congestus (R. Br.) DC.
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.
Mulgedium (*Lactuca*) *sibiricum* (L.) Less.
Crepis gmelinii (L.) Tausch
C. nana Richards.

В экологическом отношении флора распределена следующим образом. Ксерофиты и мезоксерофиты представлены 39 видами (около 22%), мезофиты — 117 видами (65%), гидромезофиты, гигро- и гидрофиты — 24 видами (13%). Подобные отношения можно считать типичными для внутренних районов юга Магаданской обл. В целом флора является мезофильной. К настоящим ксерофитам отнесен лишь один вид — *Arenaria tschuktschorum*.

В географическом отношении флору составляют арктоальпийские виды (35, около 20%), бореальные (82—45%), бореально-гипоарктические (56—31%), гипоарктические (9—5%). Таким образом, в зональном отношении во флоре преобладают преимущественно бореальные виды, составляющие 76%. Совместно с гипоарктическими они дают 81%. Эта цифра близка к данным, указанным М. В. Соколовой (1977) — 85%, для флоры района находки селериканской лошади в бассейне верхней Индигирки. В этом районе содержится 15% арктических и арктоальпийских видов. В нашей флоре арктических видов нет (судя по списку, их нет и у М. В. Соколовой, цит. соч.) и, следовательно, удельный вес арктоальпийских видов несколько выше, чем в районе находки упомянутой лошади.

Естественно, что в отношении долготного распространения на первом месте стоят сибирские и преимущественно восточносибирские виды (73, т. е. около 40%). Эта цифра также близка к соответствующим данным Соколовой (1977) — 33.6%. Таким образом, флора района находки мамонтенка является типичной североборeальной, восточносибирской, переходной от флор якутского типа к североохотскому. Называть эти флоры гипоарктическими излишне, так как понятие «гипоарктика» следует считать синонимом субарктики, а североохотские и колымские флоры не являются субарктическими.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. 1956. Растительность Анадырского края.

Кожевников Ю. П., А. П. Хохряков. 1976. К флоре полуострова Кони. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток.

Котляров И. И. 1971. Краткая характеристика лиственничников юга Магаданской области. Труды СВКНИИ, вып. 42. — 1973. К характеристике возрастного строения лиственничников юга Магаданской области. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан.

Поспелова Е. Б., А. А. Тишков. 1976. К флоре окрестностей автотрассы Сусуман—Буркандья. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток.

Соколова М. В. 1977. Сосудистые растения района находки ископаемой лошади. В кн.: Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Л.

Справочник по климату СССР. 1968, вып. 33. Л.

Справочник по климату СССР. 1969, вып. 33. Л.

Хохряков А. П. 1974. Материалы к флоре южной части Магаданской области. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. — 1978. Дополнения и изменения к флоре южной части Магаданской области. Бот. ж., 63, 3.

Хохряков А. П., А. В. Шаткаускас. 1973. О степной флоре в бассейне верхней Колымы. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1978.

SUMMARY

The vegetation of the region of Kirgiljach mammoth find is typical for the inner territories of the Southern part of Magadan district. It includes vast *Larix* forests, *Pinus pumila* thickets, *Populus-Chosenia-Larix* forests, *Salix* and *Alnus* thickets, groups of *Betula platyphylla* trees, different bogs and rare steppoids. The flora of the region consists of 183 species characteristic of the territory from Yakutia to North Okhotsk sea land.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.683.2 (47)

Н. А. Спасская

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ РОДА *CARDAMINE* L. (*BRASSICACEAE*) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

N. A. SPASSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS OF SPECIES OF THE GENUS *CARDAMINE* L. (*BRASSICACEAE*) FROM THE EUROPEAN PART OF THE U.S.S.R.

Исследованы хромосомные числа 13 видов рода *Cardamine* L. сем. *Brassicaceae* из различных районов европейской части СССР. 9 видов на территории Советского Союза ранее не были изучены. Из изученных видов семь являются диплоидами и три тетраплоидами. Полиморфные виды — *C. dentata* Schult., *C. rivularis* Schur, *C. nymanii* Gand., близкие в систематическом отношении к *C. pratensis* L. s. str., имеют несколько кариологических рас, образующих полиплоидные ряды. Обсуждается таксономическое значение хромосомных рас и предполагаемые пути их возникновения.

Для решения вопросов систематики в роде *Cardamine*, в особенности для полиморфных видов, кариологические данные имеют важное таксономическое значение. Кариологическим изучением видов рода *Cardamine* занимались многие авторы, в основном зарубежные (Manton, 1932; Banach, 1951; Lövkvist, 1956, 1957а, б; Löve A., D. Löve, 1956, 1966; Gadella, Kliphuis, 1963, 1966; Mulligan, 1965; Berg, 1967; Dersch, 1969; Persson, 1971; Urbanska-Worytkiewicz, Landolt, 1972; Queiros, 1973, и др.).

На территории европейской части СССР в настоящее время насчитывается 17 видов рода *Cardamine*, которые отечественными авторами кариологически изучены недостаточно. Лишь Р. Янкявичене (1968) провела подробные исследования *C. pratensis* L. и *C. dentata* Schult. на территории Литвы, где ею было обнаружено 10 кариологических рас с 2n=38, 44, 52, 58, 64, 68, 72, 78, 82, 88. Отдельные сведения об этих видах приводят М. В. Сенянинова-Корчагина (цит. по: Ильинский, 1926), А. П. Соколовская (1963, 1965), П. Г. Жукова (1966), Р. Е. Крогулевич (1976), и др. Что касается других видов рода *Cardamine*, то ранее были установлены числа хромосом только для *C. amara* L. 2n=16 (Янкявичене, 1968; Соколовская, 1972), *C. bellidifolia* L. 2n=16 (Соколовская, Стрелкова, 1960, 1962; Жукова, 1965, 1966; Крогулевич, 1976), *C. macrophylla* Willd. 2n=50, 64, 80 (Соколовская, 1970; Малахова, 1971; Крогулевич, 1976) и *C. trifida* (Poir.) B. M. G. Jones 2n=32, 48 (Соколовская, Стрелкова, 1960; Соколовская, 1966, 1968). Лишь некоторые из этих данных относятся к материалу европейской части СССР.

Нами был собран материал для кариологического исследования 13 видов рода *Cardamine* во время экспедиционных поездок в 1963 и 1969—1977 гг. по ряду районов Ленинградской, Псковской, Новгородской, Ярославской, Архангельской, Мурманской, Закарпатской, Ивано-Франковской, Львовской, Харьковской, Крымской областей и Карельской АССР.

Соматические числа хромосом изучались в меристематических клетках кончиков корней. Корешки фиксировались смесью Навашина в природных условиях, в некоторых случаях на экспериментальном участке. Микротомные препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Всего исследовано около 150 образцов. Гербарий и препараты

Хромосомные числа видов рода *Cardamine* L.

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
Секция *Macrophyllum* O. E. Schulz				
C. macrophylla Willd.	—	—	16	Morinaga, Fukushima (1931)
			50	Малахова (1971)
			64	Крогулевич (1976)
			80	Соколовская (1970)
Секция *Coriophyllum* O. E. Schulz				
C. trifolia L.	—	—	16	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969), Májovsky (1976)
Секция *Oxypteron* (Griseb.) Spassk.				
C. graeca L.	Крымская обл.			
	Южный берег Крыма, близ дер. Мухолатка, склон горы под пологом широколиственного леса, среди валунов, 31 V 1976, № 30	18	16	ХЧЦР (1969), Sz.-Borsos (1970)
			18	Persson (1971)
Секция *Sphaerotorrhiza* O. E. Schulz				
C. trifida (Poir.) B. M. G. Jones	Липецкая обл.			
	Лебедянский р-н, заповедник Плющань, крутой склон верхней террасы р. Дон, 14 X 1977, № 5 (сбор В. М. Шмидта)	32	32	Соколовская (1968), ХЧЦР (1969)
			48	ХЧЦР (1969)
Секция *Cardaminella* Prantl				
C. bellidifolia L.	—	—	16	Löve A., D. Löve (1961, 1975), ХЧЦР (1969), Крогулевич (1976)
Секция *Cardamine*				
Подсекция *Dolichopetalae* Janchen				
C. pratensis L.	Окр. г. Ленинграда			
	Петродворцовый р-н, ст. Ст. Петергоф, затопляемый берег Финского залива, 6 VI 1963, №№ 46, 52	30	16, 24, 28, 30, 32, 38, 40, 42, 44, 48, 50, 56, 58, 60, 64, 70	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969)
	Петродворцовый р-н, ст. Ст. Петергоф, парк Биологического института, на лугу, 12 VI 1963, №№ 91, 92	30	16, 30	Dersch (1969)
			16, 24	Queirós (1973)
	Сестрорецкий р-н, близ дер. Ольгино, сырая лужайка в лесу, 9 VI 1963, №№ 75, 78	30	16, 17, 18, 19, 21, 24, 30, 32, 38, 40, 46, 54	Urbanska-Worytkiewicz, Landolt (1974)

Продолжение

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
C. pratensis L.	Сестрорецкий р-н, близ дер. Лахта, берег Финского залива, слабо увлажненный участок луга, 18 VI 1963, № 118	30	28—32, 52	Berg, Segal (1966)
	Сестрорецкий р-н, ст. Разлив, на лугу, 5 VI 1971, № 30	30	28—54 30 30, 44	Berg (1967) Laane (1967) Bernard (1974)
	Ленинградская обл.			
	Тосненский р-н, окр. ст. Саблино, высокий берег р. Тосно, сухой луг, 2 VI 1963, №№ 19, 20	30	38, 44, 52, 58, 64	Янкявичене (1968)
	Тосненский р-н, окр. ст. Саблино, пойменная терраса р. Тосно, 2 VI 1963, №№ 23, 26	30	48 80—100 90	Крогулевич (1976) Packer, McPherson (1974) Жукова (1966), Жукова, Петровский (1976)
	Гатчинский р-н, окр. ст. Мариенбург, дер. Сокколово, берег р. Парицы, пойменный луг, 4 VI 1972, № 14	30	100	Жукова, Петровский (1977)
	Калининская обл.			
	Нелидовский р-н, ЦЛГЗ, сырой луг, 22 V 1972, № 1 (сбор Г. Ю. Конечной)	30		
C. dentata Schult.	Окр. г. Ленинграда			
	Петродворцовый р-н, ст. Ст. Петергоф, затопляемый берег Финского залива, 4 VI 1963, № 34	80	52—54, 56, 60, 64, 68, 72, 76, 78, 80, 84, 88, 90, 96	Löve A., D. Löve (1961, 1975), ХЧЦР (1969)
	№№ 40, 41, 44, 45	72		
	Петродворцовый р-н, ст. Ст. Петергоф, парк Биологического института, тенистый берег пруда, 4 VI 1963, № 39	88	64 68, 72, 78, 82, 88	Lambinon, Moutschen (1963) Янкявичене (1968)
	Сестрорецкий р-н, дер. Лахта, затопляемый берег Финского залива, июнь 1963, №№ 88—90, 116, 120	72	80 118	Pénzes, Vida (1966) Berg (1967)
	№ 126	76		
	Красносельский р-н, ст. Лигово, сырая канава, 4 VI 1972, № 5	72		
	Ленинградская обл.			
	Тосненский р-н, окр. ст. Саблино, сильно увлажненный участок луга, 2 VI 1963, №№ 28, 30	80		
	Всеволожский р-н, близ ст. Лемболово, пойменный луг, 9 VI 1972, №№ 7, 11	80		
	Гатчинский р-н, близ ст. Тайцы, сильно увлажненный луг, 12 VI 1968, № 30	84		
	Гатчинский р-н, близ ст. Пудость, затопляемый берег р. Ижоры, 6 VI 1970, №№ 28, 31	80		

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
C. dentata Schult	Гатчинский р-н, окр. ст. Мариенбург, у дер. Соккolово, берег р. Парицы, пойменный луг, 4 VI 1972, № 16	78		
	Гатчинский р-н, окр. ст. Елизаветино, истоки р. Оредеж, низкий берег старых затопленных карьеров, 9 VI 1972, № 8	80		
	Выборгский р-н, у д. Соколинское, берег Финского залива, 19 VI 1970, № 60	76		
	Лужский р-н, окр. ст. Толмачево, сырая канава, 30 V 1971, №№ 15, 16	78		
	Псковская обл.			
	Пушкиногорский р-н, д. Косохново, сырой склон ложбины, 11 VI 1969, №№ 5, 10, 13	72		
	Псковский р-н, окр. д. Корлы, топкий участок берега Псковского озера, 17 VI 1969, №№ 78, 79, 85	88		
	Новгородская обл.			
	Холмский р-н, д. Тухомичи, заболоченная низина по берегу ручья, 30 V 1971, № 6	72		
	Новгородский р-н, окр. г. Новгорода, топкий участок луга по берегу оз. Ильмень, 6 VI 1971, № 13	80		
	Боровичский р-н, д. Спасское, сырая канава, 4 VI 1973, № 22	84		
	Мошенский р-н, д. Меглецы, увлажненный участок берега р. Уверь, 2 VI 1973, № 9	72		
	Архангельская обл.			
	Приморский р-н, д. Верхняя Золотица, сильно увлажненный луг, 4 VII, 1971, №№ 65, 66	72		
	Мезенский р-н, д. Койда, сырая канава 8 VII 1971, № 76	80		
	Калининская обл.			
	Нелидовский р-н, ЦЛГЗ, сырая канава, 22 V 1972, № 2 (сбор Г. Ю. Конечной)	72		
	Карельская АССР			
	Кондопожский р-н, д. Сопоха, топкий берег оз. Сандал, 25 VI 1972, № 22	80		

Продолжение

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
C. dentata Schult.	Ярославская обл.			
	Угличский р-н, д. Большое Село, низкий берег р. Юхоть, 4 VI 1974, № 15	78		
	Львовская обл.			
	Окр. г. Львова, дер. Брюховичи, сырая канава, 22 V 1976, № 10	72		
C. rivularis Schur	Закарпатская обл.			
	Раховский р-н, полонина Драгобрат, сырой участок склона, 15 VI 1975, № 28	16	16	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969), Kuzmanov, Kožuharov (1969), Urbanska-Worytkiewicz, Landolt (1972, 1974), Löve A., Kjellgvist (1974)
	№ 26	18		
	№ 24	20		
	Ивано-Франковская обл.			
	Надворнянский р-н, Пожижевская полонина, заболоченный луг, 19 VI 1975, №№ 36, 42, 44	16	32	Urbanska-Worytkiewicz, Landolt (1974)
	№ 38	18		
	№ 39	20		
	Закарпатская обл.			
	Раховский р-н, сырой склон горы по пути на полонину Драгобрат, 24 VII 1975, № 50	32		
	Окр. г. Ленинграда			
	Сестрорецкий р-н, ст. Песочная, сырой склон луга, с выходом железистых ключей, 27 VI 1971, № 29	56		
	Архангельская обл.			
	Мезенский р-н, окр. дер. Долгощелье, заболачиваемый берег озера, 9 VII 1971, № 89	80		
	Мезенский р-н, окр. дер. Койда, сыроватая кустарничковая лощина, 8 VIII 1971, № 109	64		
	Львовская обл.			
	Окр. г. Львова, дер. Брюховичи, сырой луг, 21 V 1976, №№ 4, 15	48		
C. nymanii Gand.	Мурманская обл.			
	Окр. г. Кировска, топкий берег оз. Большой Вудьявр, 3 VII 1970, № 68	68	60—90	Löve A., D. Löve (1961)
	Окр. г. Кировска, увлажненный участок оз. Сентесявр, 4 VII 1970, № 73	68	56, 60—90, 100	Löve A., D. Löve (1975)

Продолжение

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
C. nymanii Gand.	Североморский горсовет, с. Дальние Зеленцы, низкий берег озера, 21 VII 1971, № 104	64		
	Печенгский р-н, окр. г. Никель, 15 км к востоку, сырые участки на месте бывших карьеров, 16 VII 1971, № 98	64		
C. matthiolii Moretti	—	—	16	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969), Bernard (1974), Urbanska-Worytkiewicz, Landolt (1974)
Подсекция *Amarae* Spassk.				
C. amara L.	Окр. г. Ленинграда			
	Петродворцовый р-н, ст. Ст. Петергоф, парк Биологического института, топкий берег р. Кристательки, 4 VI 1963, № 38	16	16	Löve A., D. Löve (1961), Янкявичене (1968), ХЧЦР (1969), Соколовская (1972), Urbanska-Worytkiewicz, Landolt (1972)
	Псковская обл.			
	Пушкиногорский р-н, дер. Косохново, сырой участок по берегу ручья, 11 VI 1969, № 19	16		
	Псковский р-н, дер. Корлы, низкий участок берега Псковского озера, 17 VI 1969, № 77	16	32	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969), Urbanska-Worytkiewicz, Landolt (1972)
	Новгородская обл.			
	Мошенский р-н, дер. Меглецы, сырой склон берега р. Уверь, 2 VI 1973, № 10	16		
	Ярославская обл.			
	Угличский р-н, дер. Новое Село, сильно увлажненный участок берега р. Юхоть, 1 VI 1974, № 4	16		
	Угличский р-н, д. Грибаново, топкий берег р. Улема, 2 VI 1974, № 10	16		
	Закарпатская обл.			
	Перечинский р-н, дер. Турьи Реметы, берег ручья, 10 VI 1975, №№ 14, 16	16		
	Раховский р-н, полонина Драгобрат, сырой участок склона, 15 VI 1975, № 25	16		
	Ивано-Франковская обл.			
	Надворнянский р-н, Пожижевская полонина, по берегу горного ручья, 20 VI 1975, № 48	16		
	Львовская обл.			
	Окр. г. Львова, дер. Брюховичи, низкий берег озера, 21 V 1976, № 9	16		

Продолжение

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
	Харьковская обл.			
	Харьковский р-н, ст. Покотиловка, сильно увлажненный берег ручья в лиственном лесу, 24 V 1976, № 21	16		
	Ярославская обл.			
	Угличский р-н, дер. Новое Село, топкий берег р. Юхоть, 1 VI 1974, № 1	24		
C. opizii J. et C. Presl	Ивано-Франковская обл.			
	Надворнянский р-н, Пожижевская полонина, горный ручей, в воде, 18 VI 1975, № 34	16	16	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969)
	Надворнянский р-н, урочище Брецкул, истоки горного ручья, 19 VI 1975, № 41	16		
Подсекция *Tenerae* Spassk.				
C. tenera S. G. Gmel. ex C. A. Mey.	Харьковская обл.			
	Харьковский р-н, ст. Покотиловка, топкий берег ручья и водоема, под пологом лиственного леса с примесью широколиственных пород, 24 V 1976, №№ 19, 20	16		
	Крымская обл.			
	Симферопольский р-н, близ Ангарского перевала, сырые понижения в грабово-буковом лесу, 28 V 1976, № 23	16		
Подсекция *Brachypetalae* Janchen				
C. parviflora L.	Новгородская обл.			
	Чудовский р-н, окр. ст. Дубцы, пойма р. Волхов, в ольшанике, 3 VII 1976, № 27	16	16	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969), Mulligan (1965)
C. hirsuta L.	Крымская обл.			
	Окр. г. Ялты, Никитский ботанический сад, сорное в куртинах, 29 V 1976, № 33	16	16 32	Löve A., D. Löwe (1961, 1975) ХЧЦР (1969), Jonsell (1976) ХЧЦР, (1969)
C. flexuosa With.	Калининская обл.			
	Нелидовский р-н, ЦЛГЗ, участок смешанного леса с примесью широколиственных пород, на обочине лесной дороги, 24 VII 1975, № 49 (сбор Г. Ю. Конечной)	32	32	Löve A., D. Löve (1961), Thurling (1968), ХЧЦР (1969), Queirós (1973)

Название таксонов	Место сбора и местообитание растений, дата, № образца	2n	Литературные данные	
			2n	авторы
C. flexuosa With.	Закарпатская обл.			
	Ужгородский р-н, по берегу ручья Сухой поток, среди широколиственного леса, 7 VI 1975, № 10	32		
	Перечинский р-н, подъем на гору Маковицу, широколиственный лес, 10 VI 1975, № 15	32		
	Раховский р-н, окр. пос. Свидовец, широколиственный лес, 15 VI 1975, № 29	32		
	Ивано-Франковская обл.	32		
	Надворнянский р-н, близ Пожижевской полонины, на обочине дороги в хвойном лесу, 20 VI 1975, № 47			
Подсекция *Sagittatae* Janchen				
C. impatiens L.	Ярославская обл.			
	Угличский р-н, дер. Новое Село, в зарослях кустарников по берегу р. Юхоть, 14 VI 1974, № 23	16	16	Löve A., D. Löve (1961), ХЧЦР (1969)
	Угличский р-н, дер. Чурьяково, склон к р. Улема, среди зарослей ольхи, 14 VI 1974, № 24	16	32	Májovsky et al. (1974)
	Ленинградская обл.			
	Кировский р-н, окр. ст. Жихорево, участок широколиственного леса по сырому склону р. Павы, 16 V 1975, № 3	16		
	Ломоносовский р-н, дер. Гостилицы, в березово-ольховых зарослях по берегу ручья, 23 V 1975, № 6	16		
	Закарпатская обл.			
	Раховский р-н, дер. Ясиня, берег р. Тисы, среди кустарников, 16 VI 1975, № 31	16		

хранятся на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова. Результаты наших исследований представлены в таблице. Виды расположены по системе, предложенной нами (Спасская, 1978) на основании имеющихся систем (Schulz, 1903, 1936; Janchen, 1957, и др.) с учетом некоторых изменений и дополнений.

Нами определены и уточнены числа хромосом для 13 видов рода *Cardamine* из 17, произрастающих в европейской части Советского Союза: *C. graeca* L., *C. trifida* (=*Dentaria tenuifolia* Ledeb.; =*Cardamine tenuifolia* (Ledeb.) Turcz.), *C. tenera* S. G. Gmel. ex C. A. Mey., *C. amara*, *C. opizii* J. et C. Presl, *C. pratensis*, *C. dentata* (=*C. palustris* (Wimm. et Grab.) Peterm., *C. rivularis* Schur, *C. nymanii* Gand., *C. impatiens* L., *C. parviflora* L., *C. hirsuta* L., *C. flexuosa* With.

Для *C. bellidifolia* и *C. macrophylla* в таблице приводятся числа хромосом, определенные отечественными исследователями. Для *C. trifolia* L. и *C. matthiolii* Moretti нам не удалось определить числа хромосом из-за крайне редкого их распространения. По литературным данным, эти два вида имеют 2n=16. Ранее они не приводились во флорах СССР и УРСР, затем некоторые авторы (Малиновский, 1962; Фодор, 1974) установили местонахождение этих видов на территории Закарпатья.

На материале с территории европейской части СССР впервые определены числа хромосом для 9 видов: *C. impatiens*, *C. parviflora*, *C. hirsuta*, *C. opizii*, *C. tenera*, *C. graeca*, *C. flexuosa*, *C. rivularis*, *C. nymanii*. Первые пять видов представлены в разных пунктах ареала лишь диплоидами с 2n=16, в то время как *C. flexuosa* имеет тетраплоидное число хромосом 2n=32. Другое основное число имеет *C. graeca*, для которого обнаружено 2n=18, что согласуется с данными Персона (Persson, 1971).

Наибольшее внимание нами уделено кариологическому изучению полиморфных, трудных для систематики видов, часто объединяемых в *C. pratensis* s. l.: *C. pratensis*, *C. dentata*, *C. rivularis*, *C. nymanii*. Мы принимаем их в качестве самостоятельных таксонов, что соответствует мнению ряда зарубежных исследователей (Lövkvist, 1956; Kuzmanov, Kožuharov, 1969; Löve A., D. Löve, 1975). Кариологическому изучению этих видов зарубежные авторы уделили большое внимание. В частности, Лёвквист (Lövkvist, 1956), объединив их в *Cardamine pratensis* complex, установил что виды этого комплекса для Скандинавии и ряда районов центральной Европы представляют собой полиплоидный ряд от диплоидов до додекаплоидов с числами хромосом: 2n=16, 30 (38), 44 (48), 56 (60), 64 (68), 72, 76, 80, 96. У одного из широко распространенных в Средней Европе видов этого комплекса *C. pratensis* наиболее часто встречаются тетраплоидные растения с 2n=30, в наборе которых две длинные хромосомы образовались, как предположил Лоуренс (Lawrence, 1931), путем слияния из четырех. Кроме того, многие авторы обнаружили у *C. pratensis* и другие хромосомные числа: 2n=32, 38, 44, 50, 56, 58, 64 (Manton, 1932; Howard, 1948; Hussein, 1948, 1955; Banach, 1951; Lövkvist, 1956; Berg, Segal, 1966; Berg, 1967, и др.). Гиноше (Guinochet, 1946) и Дерш (Dersch, 1969) обнаружили у этого вида также диплоидную расу с 2n=16. У другого полиморфного вида из этого комплекса — *C. dentata* — многие зарубежные авторы выявили большое разнообразие чисел хромосом от октоплоидного до додекаплоидного уровней с 2n=56—96 (ХЧЦР, 1969; Löve A., D. Löve, 1975). Берг (Berg, 1967) у растений из Нидерландов определил еще более высокий уровень плоидности 2n=118.

У *C. rivularis* установлено лишь диплоидное число хромосом 2n=16. Поскольку у растений из разных районов Альп обнаружены различия по размерам плодов и пыльцы, Лёвквист сделал вывод, что этот вид является политипическим, состоящим, по-видимому, из диплоидных и тетраплоидных рас. Кроме того, выявлена возможность этого вида образовывать гибриды с *C. amara*, в результате чего возникают триплоидные растения с 2n=24 (Urbanska-Worytkiewicz, Landolt, 1972).

Что касается арктического вида *C. nymanii*, то в кариологическом отношении он не является однородным, по мнению Лёвквиста (Lövkvist, 1956), у него преобладает число 2n=64.

На исследуемой нами территории у *C. pratensis* s. str. обнаружена тетраплоидная раса с 2n=30.

Другой близкий к *C. pratensis* s. str. вид — *C. rivularis*, ранее указываемый лишь для Закарпатья, по нашим данным, распространен значительно шире. *C. rivularis*, отличающийся от *C. pratensis* более мелкими, узкими и сочными долями стеблевых листьев, образует полиплоидный ряд с уровнями плоидности от диплоидного до декаплоидного: 2n=16, 18, 20, 32, 48, 56, 64, 80. Диплоидная раса *C. rivularis* была исследована нами в двух популяциях Восточных Карпат — на полонинах Драгобрат и Пожижевской. При более детальном изучении популяций оказалось, что, кроме растений с 2n=16, встречаются также растения с 2n=18 и 20, образовавшиеся, по-видимому, в результате гибридизации. Это подтверждает и наличие у них деформированных пыльцевых зерен. Лишь в одном месте нижней части склона, при подъеме на полонину Драгобрат, у выхода ключей, обнаружены растения с числом хромосом 2n=32. Гексаплоидная раса с 2n=48, которую по морфологическим признакам мы также относим к *C. rivularis*, обнаружена в окр. г. Львова. На территории Ленинградской обл. встречаются растения с 2n=56, тогда как ранее установленная октоплоидная раса с 2n=64 (Спасская, 1973) встречается значительно реже. Кроме того, в Архангельской обл. найдены октоплоидные с 2n=64 и декаплоидные растения с 2n=80. У растений с высокими уровнями плоидности наблюдаются увеличение размера лепестков, увеличение диаметра пыльцевых зерен, более крупносетчатая скульптура экзины, тогда как качественно новые признаки (такие как появление черешочков у всех стеблевых листьев *C. dentata*) не образуются. Поэтому все уровни плоидности *C. rivularis* мы рассматриваем в пределах внутривидового полиплоидного ряда.

Два других вида — *C. dentata* и *C. nymanii* — имеют только высокие уровни плоидности — от октоплоидного до додекаплоидного с 2n=64—88, причем *C. dentata* является одним из наиболее широко распространенных видов рода *Cardamine* на территории европейской части СССР, основной признак которого — наличие черешочков у всех стеблевых листьев. Обнаружена зависимость уровня плоидности растений *C. dentata* Schult. от степени влажности почвы. Растения с более высоким числом хромосом произрастают в местах с повышенной влажностью. Это полиморфный вид, для которого нами установлены следующие числа: 2n=72, 76, 78, 80, 84, 88 (Спасская, 1971). Анеуплоидные числа, по мнению ряда авторов (Banach, 1951, и др.), образуются у полиплоидов, когда в ходе мейоза происходит неправильное распределение хромосом, а также в процессе гибридизации между более старыми и вновь возникшими формами с последующим их скрещиванием.

C. nymanii ранее не признавался советскими систематиками, хотя еще Лёвквист (Lövkvist, 1956), исследуя *Cardamine pratensis* complex для Скандинавии, указал на местонахождения этого вида на Кольском п-ове. Сочные листочки прикорневых и стеблевых листьев отличают его от других видов комплекса. В результате кариологического исследования (Спасская, 1972) нами обнаружены два набора хромосом: в Хибинах (окр. г. Кировска) 2n=68, в окр. г. Никеля и в с. Дальние Зеленцы 2n=64.

Из остальных исследованных нами видов для *C. trifida* определено число хромосом 2n=32.

Для *C. amara* наши данные из большинства районов подтверждают установленное ранее число хромосом 2n=16. Лишь в одном пункте, в окр. г. Углича, впервые найдены триплоидные растения с 2n=24, произраставшие вместе с диплоидными растениями. Эти триплоиды возникли, по-видимому, в результате полиспермии, так как наличие в популяции растений с 2n=16 и 24 и отсутствие тетраплоидов с 2n=32 исключают возможность появления триплоидных растений путем гибридизации.

C. bellidifolia, по литературным данным, является диплоидным видом с 2n=16, тогда как *C. macrophylla* характеризуется наличием полиплоидного ряда с 2n=50, 64, 80. На территории северо-востока европейской части СССР он представлен одной расой с 2n=80 (Соколовская, 1970). Японские авторы (Morinaga, Fukushima, 1931) определили для этого вида также и 2n=16. Однако в работе нет указаний на происхождение материала, поэтому остается неясным, относится ли эта раса к *C. macrophylla* или другому, близкому в систематическом отношении виду — *C. leucantha* (Tausch) O. E. Schulz. с диплоидным набором хромосом 2n=16, распространенному на Дальнем Востоке (Соколовская, 1960, 1966).

Выражаю глубокую благодарность за помощь и поддержку в работе А. П. Соколовской

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. 1965. Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7. — 1966. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10.

Жукова П. Г., В. В. Петровский. 1976. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — 1977. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8.

Ильинский А. П. 1926. О вегетативном размножении и филогении некоторых *Cardamine*. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 25, 4.

Крогулевич Р. Е. 1976. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск.

Малахова Л. А. 1971. Числа хромосом и кариотипы некоторых высокогорных растений Западного Саяна и Юго-Восточного Алтая. Автореф. канд. дис. Новосибирск.

Малиновский К. А. 1962. Забуті види флори Українських Карпат. Укр. бот. ж., 19, 3.

Соколовская А. П. 1960. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина). Вестн. ЛГУ, 21. — 1963. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатки). Вестн. ЛГУ, 15. — 1965. Вопросы географического распространения полиплоидных видов растений. В кн.: Полиплоидия и селекция. М.—Л. — 1966. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры Приморского края). Вестн. ЛГУ, 3. — 1968. Кариологическое исследование Каряцкой Земли. Бот. ж., 53, I. — 1970. Кариологическое исследование флоры бассейна р. Усы (Коми АССР). Вестн. ЛГУ, 9. — 1972. Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 21.

Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. 1960. Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — 1962. О закономерностях географического распространения полиплоидных видов растений. В кн.: Полиплоидия у растений. Тр. МОИП, 5.

Спасская Н. А. 1971. К полиморфизму *Cardamine pratensis* L. и *Cardamine dentata* Schult. в Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 3. — 1972. *Cardamine nymanii* Gand. во флоре Мурманской области. Вестн. ЛГУ, 3. — 1973. *Cardamine rivularis* Schur в Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 3. — 1978. Конспект системы рода *Cardamine* L. для европейской части Советского Союза. Вестн. ЛГУ, 15.

Фодор С. С. 1974. Флора Закарпатья. Автореф. докт. дис. Львов.

Хромосомные числа цветковых растений. 1969. Под ред. Ан. А. Федорова.

Янкявичене Р. 1968. Анализ крестоцветных Литовской ССР. Автореф. канд. дис. Вильнюс.

Banach E. 1951. Studies in karyological differentiation of *Cardamine pratensis* L. in connection with ecology. Bull. Intern. Acad. Polon. Sci. Let., ser. B, 1, 4—10.

Berg C. C. 1967. Cytotaxonomic studies in *Cardamine pratensis* L. in the Netherlands. Acta Bot. Neerl., 15, 3.

Berg C. C., S. Segal. 1966. De pinksterbloem in Nederland. Gorteria, 3, 6.

Bernard A. 1974. Contribution a l'étude de la biosystématique du *Cardamine pratensis* L. s. l. en Alsace. Étude de la spéciation des races non sylvatiques. Compt. Rend. Acad. (Paris), sér. D, 279, 3.

Dersch G. 1969. Über das Vorkommen von diploidem Wissenschaumkraut (*Cardamine pratensis* L.) in Mitteleuropa. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 82, 3—4.

Gadella T. W. J., E. Kliphuis. 1963. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. Acta Bot. Neerl., 12, 2. — 1966. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. II. K. Akad. Wet. Amsterdam. Proc., ser. C, 69, 5.

Guinochet M. 1946. Sur l'existence dans le Jura central de races ecologiques aneuploides et polyploides chez *Cardamine pratensis* L. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris), 222, 19.

Howard H. W. 1948. Chromosome number of *Cardamine pratensis*. Nature, 161, 4086.

Hussein F. 1948. Chromosome number of *Cardamine pratensis*. Nature, 161, 4104. — 1955. Chromosome races in *Cardamine pratensis* in the British Isles. Watsonia, 3, 3.

Janchen E. 1957. Catalogus Florae Austriae, 1, 2.

Jonsell B. 1976. Some tropical African *Cruciferae*. Chromosome numbers and taxonomic comments. Bot. Not., 129, 1.

Kuzmanov B. A., S. I. Kožuharov. 1969. Chromosome numbers of flowering plants in Bulgaria. Bull. Inst. Bot. (Sofia), 19.

Laane M. M. 1967. Kromosomundersökelser i Öst-Finnmarks flora. II. Blyttia, 25, 2.

Lambinon J., J. Moutschen. 1963. *Cardamine palustris* Peterm. à $2n=64$ à chertal (Belgique). Bull. Jard. Bot. Bruxelles, 33, 4.

Lawrence W. J. C. 1931. The chromosome constitution of *Cardamine pratensis* and *Verbascum phoeniceum*. Genetica, 13, 1—2.

Löve A., E. Kjellqvist. 1974. Cytotaxonomy of Spanish plants. III. Dicotylendons: *Salicaceae-Rosaceae.* Lagascalia, 4, 1.

Löve A., D. Löve. 1956. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. Acta Horti Gothob., 20, 4. — 1961. Chromosome numbers of central and northwest European plant species. Opera bot., 5. — 1966. Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of Mount Washington. Univ. Color. Stud., Ser. Biol., 24. — 1975. Cytotaxonomical Atlas of the Arctic Flora.

Lövkvist B. 1956. The *Cardamine pratensis* complex. Outlines of its cytogenetics and taxonomy. Symb. Bot. Upsal., 14, 2. — 1957a. De scandinavisca arterna i *Cardamine pratensis*-komplexet. Bot. Not., 110, 2. — 1957б. Experimental studies in *Cardamine amara.* Bot. Not., 110, 4.

Májovsky J. et al. 1974. Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 4. Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comenianae, Bot., 23. — 1976. Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 5. Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comenianae, Bot., 25.

Manton I. 1932. Introduction to the general cytology of the *Cruciferae.* Ann. Bot., 46, 183.

Morinaga T., E. Fukushima. 1931. Chromosome numbers of cultivated plants. III. Bot. Mag. (Tokyo), 45, 531.

Mulligan G. A. 1965. Chromosome numbers of the family *Cruciferae.* II. Canad. J. Bot., 43, .

Packer J. G., G. D. McPherson. 1974. Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska. Canad. J. Bot., 52, 5.

Pénzes A., G. Vida. 1966. Adatok a *Cardamine pratensis* ssp. *dentata* Hazai alakköréher (*Cardamine fragmentosa*, n. sp.). Bot. Közl., 53, 3.

Persson J. 1971. Studies in the Aegean flora 19. Notes on *Alyssum* and some other genera of *Cruciferae.* Bot. Not., 124, 3.

Queirós M. 1973. Contribuição para o conhecimento citotaxonomico das spermatophyta de Portugal. IX. *Cruciferae.* Bol. Soc. Brot., 47 (2 ser.).

Schulz O. E. 1903. Monographie der Gattung *Cardamine.* Bot. Jahrb., 32. — 1936. *Cruciferae.* In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 17b.

Sz.-Borsos O. 1970. Contributions to the knowledge on the chromosome numbers of Phanerogams growing in Hungary and south-eastern Europe. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 16, 3—4.

Thurling N. 1968. A cytotaxonomic study of Australian *Cardamine.* Austr. J. Bot., 16, 3.

Urbanska-Worytkiewicz K., E. Landolt. 1972. Natürliche Bastarde zwischen *Cardamine amara* L. und *Cardamine rivularis* Schur aus den schweizer Alpen. Ber. Geobot. Inst. Rübel, 41. — 1974. Biosystematic investigations in *Cardamine pratensis* L. s. l. I. Diploid taxa from Central Europe and their fertility relationships. Ber. Geobot. Inst. Rübel, 42.

Ленинградский государственный университет. Получено 16 V 1978.

SUMMARY

Chromosome numbers for 13 species of *Cardamine* L. (*Brassicaceae*) from several districts of the European part of the U.S.S.R. are presented. The data on 9 species are given for the first time for the Soviet Union. Within some species (*C. dentata* Schult., *C. rivularis* Schur, *C. nymanii* Gand.) caryological variability has been studied and polyploidal rows including different levels of polyploidy were established. These data are discussed in connection with the taxonomy of species studied.

УДК 582.29 : 581.14

Р. П. Щелкунова

ПРИРОСТ КОРМОВЫХ ЛИШАЙНИКОВ И ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НА ЕНИСЕЙСКОМ СЕВЕРЕ

R. P. SHCHELKUNOVA. ACCRETION OF FODDER LICHENS AND THEIR DISTRIBUTION IN NORTHERN YENISEI REGION

Впервые на Таймыре и в Эвенкии изучены годовой прирост и распространение трех видов кустистых лишайников, создающих главную массу ягельного корма северного оленя. Для этих видов приводится годовой прирост по подзонам, поясам, типам растительности в зависимости от высоты подеция. Отмечается наиболее быстрый рост у *Cladonia rangiferina*, самый медленный — у *C. alpestris*. Выявлено, что в результате влияния антропогенных факторов происходит исчезновение кустистых лишайников в растительном покрове.

Лишайники широко распространены на Крайнем Севере и имеют большое хозяйственное значение. Особую ценность они представляют для главной отрасли сельского хозяйства Крайнего Севера — оленеводства. Так, на Таймыре валовые запасы кустистых лишайников составляют 15 млн. тонн в воздушно-сухом состоянии (Щелкунова, 1976), или $^1/_3$ от всей кормовой фитомассы. Закономерности распространения лишайников и величина их ежегодного прироста в значительной степени определяют развитие оленеводства.

В отечественной и зарубежной литературе накопились значительные сведения по приросту лишайников (Krabbe, 1891; Танфильев, 1894; Городков, 1926, 1936; Tengwall, 1928; Самбук, 1928; Салазкин, 1937; Игошина, 1939; Андреев, 1952, 1954; Аврамчик, 1954; Барашкова, 1960, 1961а, б, в, 1963; Куваев, Самарин, 1961; Щелкунова, 1970; Brink, 1973, и др.), однако для Енисейского Севера данные о скорости роста лишайников отсутствуют. Наши наблюдения за тремя основными видами *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. sylvatica* (L.) Hoffm., *C. alpestris* (L.) Rabenh.,[1] произрастающими в условиях Таймыра и Эвенкии, позволяют судить об общих закономерностях интенсивности роста этих растений. Материалами послужили образцы лишайников, собранные при маршрутном геоботаническом обследовании Енисейского Севера в 1964—1967 гг. На Таймыре учтено 1724 образца лишайников, в Эвенкии — 2808. Собирались образцы в характерных фитоценозах с проективным покрытием лишайников не менее 30%.

Обработку проводили методом среднего «колена» в предельно влажном состоянии (Андреев, 1952). Во внимание принимали лишь живую часть подеция, к которой относили верхнюю более светлую часть растения. Границей между живым и мертвым отрезками подеция считали линию от бокового ответвления на стыке светлого и темного цветов. Для установления прироста лишайников измеряли высоту подеция, достигшего полной зрелости, и считали количество колен, характеризующих продолжительность существования растения.

---

[1] Согласно современной номеклатуре, *Cladonia alpestris* называется *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. sylvatica* — *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb.

Путем деления длины живой части подеция на число колен определяли годовой прирост лишайников. Материалы систематизировали в пределах подзон и вертикальных поясов по пяти высотным ступеням.

Исследования показали, что в условиях Енисейского Севера кладониям свойствен весьма медленный годовой прирост.

Из трех изученных видов кладоний во всех фитоценозах более быстрым ростом отличается *C. rangiferina* (табл. 1). Колебания годового прироста этого вида в зависимости от высоты подеция на Таймыре составляют: в арктических тундрах — 2.2—3.0 мм, в субарктических тундрах — 2.6—3.4 мм, в тундровых кустарниках — 3.3—5.2 мм, на болотах — 2.1—4.9 мм, в редколесьях — 2.4—4.3 мм, в лесах (Эвенкия) — 1.9—5.5 мм. Средняя высота кладонии оленьей находится в пределах 1.8—4.5 см, а годовой прирост составляет 8.0—13.9%. Южнее, в Эвенкийском автономном округе, средний годовой прирост выше, чем в условиях Таймыра, что свидетельствует о значительной чуткости кладоний к изменениям климатических факторов. Средний годовой прирост кладонии оленьей в горных арктических тундрах составляет 2.9 мм (табл. 1), в горных субарктических тундрах — 3.6 мм, в горных кустарниках — 4.7 мм, на болотах — 4.6 мм, в горных редколесьях — 4.3, в горных лесах — 4.2 мм. Увеличивается высота и живой части подеция данного вида до 3.3—4.9 см. Величина годового прироста по отношению к высоте подеция колеблется в пределах 8.6—10.4%. На Аляске (полуостров Сьюард), по сообщению Пего (Pegau, 1968), скорость роста *C. rangiferina* несколько выше (5.3 мм); этот вид кладонии по годовому приросту занимает среднее положение между *C. sylvatica* (5.4 мм) и *C. alpestris* (5.0 мм).

У *C. sylvatica* (табл. 2), как и у *C. rangiferina*, в условиях Енисейского Севера с несомненностью прослеживается ускорение темпа роста с увеличением высоты подеция. Это объясняется особенностью прироста кладоний в первый период их жизни, когда скорость роста ежегодно возрастает, что установлено В. Н. Андреевым (1954). Средний прирост кладонии лесной, произрастающей на Таймыре в условиях равнинного рельефа, колеблется от 2.3 до 3.3 мм, а в горах составляет 2.4—4.0 мм. Средняя высота этого вида кладонии на равнинах с севера на юг возрастает от 2.2 до 3.5 см, а в горных районах составляет 3.0—5.6 мм. Годовой прирост не более 8.4—10.4% от высоты подеция (табл. 2).

В горах Эвенкии средний прирост кладонии лесной несколько выше, чем в соответствующих вертикальных поясах на Таймыре. Средняя высота живой части этого вида кладонии здесь колеблется от 3.1 до 5.5 см, а годовой прирост составляет 7.1—9.3% от высоты подеция (табл. 2).

У *C. alpestris* (табл. 3), произрастающей на равнинах Таймыра, годовой прирост в среднем колеблется в пределах 1.8—4.5 мм, тогда как в условиях горной местности колебания составляют 1.7—3.9 мм. Средняя высота живой части 1.5—9.1 см. Величина годового прироста составляет 4.9—12.0% от высоты подеция.

В условиях Эвенкии у кладонии альпийской, так же как и у других рассмотренных видов, прослеживается возрастание годового прироста от горных арктических тундр к лесному поясу. Сравнительные данные по Эвенкии и Таймыру показали, что годовой прирост выше у кладонии, произрастающей в более южном регионе. Колебания средней высоты кладонии альпийской здесь составляют 2.8—7.0 см, а величина годового прироста не превышает 6.7—8.2% от высоты живой части подеция.

Анализ данных свидетельствует о том, что на Енисейском Севере годовой прирост кладоний закономерно убывает по подзонам с юга на север, а при наличии вертикальной поясности — снизу вверх.

Решающее влияние на замедление прироста в этих направлениях оказывает увеличение снежного и морозного периодов, а в подзоне арктических тундр также и понижение температуры во время вегетации (Андреев, 1954), поэтому в подзоне арктических тундр высота кладоний незначительна и участие их в растительном покрове весьма малое, что определяет и низкий запас кормовой фитомассы лишайников, составляющий

ТАБЛИЦА 1

Прирост *Cladonia rangiferina* (мм) с учетом высоты подеция

Тип растительного покрова	Характер рельефа	Высота подеция, см					Средняя высота, см	Средний прирост от высоты		Количество образцов
		менее 1.5	1.6—2.5	2.6—4.0	4.1—6.0	свыше 6.0		мм	%	
Таймырский автономный округ										
Арктические тундры	Равнины	2.2±0.08 (22)	2.6±0.06 (49)	3.0±0.15 (10)	—	—	1.8±0.06	2.5±0.06	13.9	81
Субарктические тундры	Горы	2.5±0.32 (3)	2.9±0.09 (32)	3.3±0.10 (25)	3.8±0.15 (19)	3.9±0.01 (11)	3.5±0.18	3.3±0.07	9.4	90
	Равнины	—	2.6±0.10 (31)	3.2±0.07 (62)	3.4±0.08 (34)	—	3.3±0.06	3.0±0.04	9.1	127
Тундровые кустарники		—	—	3.3±0.11 (12)	3.6±0.09 (24)	5.2±0.54 (4)	4.5±0.18	3.6±0.10	8.0	40
Болота		2.1±0.08 (39)	2.7±0.03 (130)	3.0±0.06 (44)	3.7±0.25 (7)	4.9±0.32 (9)	2.5±0.07	2.8±0.4	11.2	229
Редколесья		2.4±0.23 (9)	2.9±0.08 (36)	3.1±0.14 (23)	3.9±0.09 (18)	4.3±0.14 (22)	3.9±0.29	3.5±0.11	9.0	108
									Всего . .	675
Эвенкийский автономный округ										
Арктические тундры	Горы	—	2.8±0.07 (4)	2.9±0.13 (6)	—	—	3.3±0.33	2.9±0.10	8.8	10
Субарктические тундры		2.1±0.14 (7)	3.1±0.17 (3)	3.6±0.14 (16)	4.1±0.10 (23)	—	3.9±0.33	3.6±0.12	9.2	49
Кустарники		—	3.5±0.21 (16)	3.6±0.22 (35)	5.0±0.21 (25)	5.2±0.10 (25)	4.5±0.18	4.7±0.07	10.4	101
Болота		—	3.8±0.23 (3)	4.5±0.16 (10)	4.5±0.15 (10)	5.0±0.24 (7)	4.6±0.32	4.6±0.11	10.0	30
Редколесья		—	3.4±0.08 (45)	4.0±0.05 (193)	4.3±0.04 (352)	5.0±0.06 (148)	4.8±0.06	4.3±0.03	9.0	738
Леса		1.9±0.06 (6)	3.1±0.11 (28)	3.5±0.11 (39)	4.3±0.10 (96)	5.5±0.16 (52)	4.9±0.14	4.2±0.10	8.6	221
									Всего...	1149
									Итого...	1824

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 цифры в скобках — число образцов.

ТАБЛИЦА 2

Прирост *Cladonia sylvatica* (мм) с учетом высоты подеция

Типы растительного покрова	Характер рельефа	Высота подеция, см					Средняя высота, см	Средний прирост от высоты		Количество образцов
		менее 1.5	1.6—2.5	2.6—4.0	4.1—6.0	свыше 6.0		мм	%	
Таймырский автономный округ										
Арктические тундры	Горы	1.8±0.09 (6)	2.1±0.03 (70)	2.4±0.03 (150)	2.6±0.07 (26)	—	3.0±0.05	2.4±0.02	8.0	252
	Равнины	2.1±0.11 (8)	2.1±0.04 (66)	2.5±0.08 (21)	—	—	2.2±0.05	2.3±0.03	10.4	95
Субарктические тундры	Горы	—	—	2.9±0.07 (24)	3.7±0.10 (50)	4.6±0.15 (33)	5.3±0.16	3.6±0.08	6.8	107
	Равнины	—	2.6±0.35 (5)	3.0±0.08 (39)	3.3±0.09 (14)	—	3.3±0.10	3.3±0.09	10.0	58
Тундровые кустарники		—	—	3.2±0.14 (14)	3.6±0.65 (4)	—	3.5±0.17	3.3±0.14	9.4	18
Кустарники	Горы	—	—	—	4.0±0.20 (10)	4.1±0.15 (9)	5.6±0.46	4.0±0.23	7.1	19
Болота		1.9±0.07 (19)	2.2±0.04 (72)	2.8±0.10 (34)	—	—	2.2±0.08	2.3±0.06	10.4	125
Редколесья		—	—	1.8±0.13 (7)	3.2±0.15 (3)	—	3.8±0.22	3.2±0.10	8.4	10
									Всего . .	684
Эвенкийский автономный округ										
Арктические тундры	Горы	—	2.3±0.13 (12)	2.6±0.08 (21)	3.1±0.15 (5)	—	3.1±0.13	2.6±0.07	8.4	38
Субарктические тундры		—	2.9±0.44 (3)	3.5±0.11 (17)	3.7±0.09 (19)	3.9±0.09 (3)	4.2±0.11	3.6±0.07	8.6	42
Кустарники		—	3.1±0.17 (3)	3.4±0.12 (20)	4.6±0.18 (22)	5.5±0.11 (6)	4.4±0.19	4.1±0.15	9.3	51
Болота		—	—	—	3.4±0.31 (18)	4.6±0.14 (10)	5.5±0.24	4.4±0.11	8.0	28
Редколесья		—	2.6±0.21 (6)	3.4±0.07 (72)	4.1±0.03 (287)	4.6±0.08 (73)	4.4±0.06	4.1±0.03	9.3	438
Леса		—	—	3.2±0.08 (33)	3.5±0.07 (75)	4.6±0.19 (44)	5.2±0.12	3.7±0.07	7.1	152
									Всего . .	749
									Итого . .	1433

ТАБЛИЦА 3

Прирост *Cladonia alpestris* (мм) с учетом высоты подеция

Типы растительного покрова	Характер рельефа	Высота подеция, см					Средняя высота, см	Средний прирост от высоты		Количество образцов
		менее 1.5	1.6—2.5	2.6—4.0	4.1—6.0	свыше 6		мм	%	
Таймырский автономный округ										
Арктические тундры	Горы	—	1.6±0.06 (15)	1.9±0.60 (5)	—	—	2.3±0.09	1.7±0.04	7.4	20
	Равнины	1.5±0.07 (6)	2.2±0.24 (4)	—	—	—	1.5±0.61	1.8±0.27	12.0	10
Субарктические тундры	Горы	—	—		3.3±0.09 (37)	4.1±0.10 (41)	6.1±0.15	3.7±0.08	6.1	78
	Равнины	—	2.1±0.20 (5)	2.5±0.01 (24)	—	—	3.0±0.11	2.4±0.01	8.0	29
Кустарники	Горы	—	—	2.9±0.21 (5)	3.7±0.10 (17)	4.0±0.07 (61)	6.7±0.18	3.9±0.06	5.8	83
Тундровые кустарники	Равнины	—	—	3.1±0.18 (8)	—	—	3.2±0.27	3.0±0.16	9.4	8
Болота		—	—	—	—	4.5±0.09 (20)	9.1±0.37	4.5±0.09	4.9	20
Редколесья		—	—	2.6±0.08 (42)	3.3±0.06 (33)	4.4±0.11 (42)	5.9±0.34	3.5±0.10	5.9	117
									Всего . .	365
Эвенкийский автономный округ										
Арктические тундры	Горы	1.9±0.29 (5)	2.0±0.05 (19)	2.6±0.01 (23)	2.8±0.26 (3)	—	2.8±0.13	2.3±0.06	8.2	50
Субарктические тундры		—	2.4±0.17 (7)	3.2±0.12 (18)	3.8±0.07 (33)	4.8±0.22 (12)	4.7±0.17	3.7±0.10	7.7	70
Кустарники		—	—	—	4.4±0.26 (14)	5.4±0.14 (39)	6.9±0.23	5.1±0.14	7.4	53
Болота		—	—	—	4.4±0.21 (6)	5.5±0.17 (14)	7.0±0.30	5.2±0.19	7.4	20
Редколесья		—	—	3.4±0.06 (54)	3.8±0.03 (215)	4.8±0.08 (171)	6.0±0.08	4.2±0.04	7.0	440
Леса		—	—	2.8±0.14 (22)	3.6±0.06 (96)	4.3±0.12 (59)	5.7±0.09	3.8±0.05	6.7	177
									Всего . .	810
									Итого . .	1175

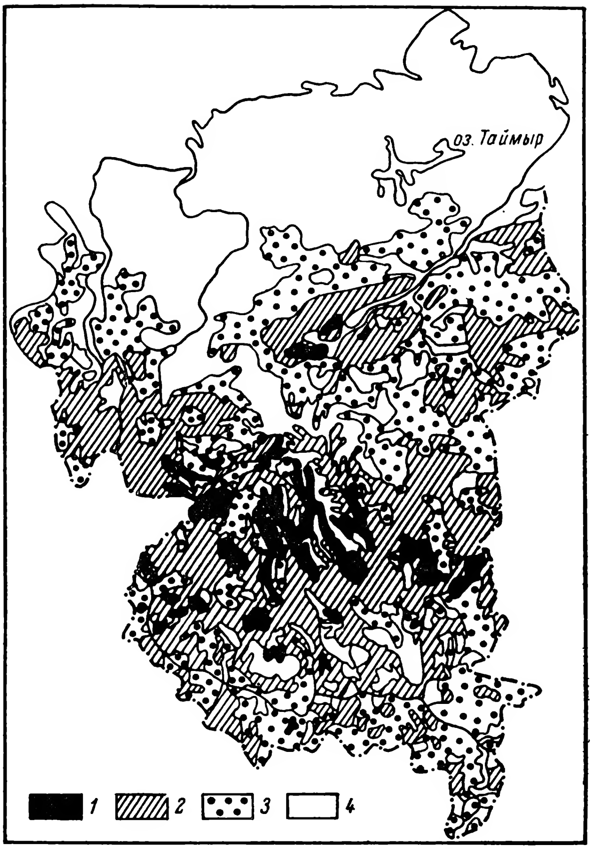
в арктических тундрах Таймыра 0.1, а в подзоне северной тайги — 5.9 ц/га в воздушно-сухом состоянии (Щелкунова, 1976). Прирост кустистых лишайников в значительной степени зависит от светового режима и влажности слоевища. Последний фактор имеет зональный характер.

Сравнение величины годового прироста позволило выявить еще одну особенность роста кладоний, зависящую от характера растительности: лишайники, произрастающие в кустарниковых сообществах, растут быстрее, чем в тундровых. Так, в условиях равнинной местности на Таймыре в субарктических тундрах при высоте подеция 2.6—4.0 см у кладоний оленьей, лесной и альпийской годовой прирост соответственно составляет 3.2, 3.0, 2.5 мм, тогда как в тундровых кустарниках годовой прирост возрастает у кладонии оленьей до 3.3, у кладонии лесной — до 3.2, у кладонии альпийской — до 3.1 мм. Такая особенность роста прослеживается и в горах Эвенкийского автономного округа. Как установлено ранее на восточноевропейском севере (Андреев, 1954), кустарники оказывают положительное влияние на рост лишайников, что обусловлено изменением микроклимата, которое выражается в уменьшении силы ветра, повышении влажности воздуха, увлажнении поверхности почвы и снегозадержании. Подобным же образом действует на лишайники и древесный ярус.

В условиях Эвенкии с ее более теплым и продолжительным периодом для вегетации по сравнению с Таймыром кладонии альпийская и лесная растут в горных редколесьях быстрее, чем в горных лесах. Из сравнения табл. 2 и 3 следует, что средний годовой прирост в горных редколесьях у кладоний лесной и альпийской соответственно составляет 4.1 и 4.2 мм, в то время как у этих же видов лишайников, произрастающих в горных лесах, он снижается соответственно до 3.7 и 3.8 мм. У кладонии оленьей такая тенденция проявляется менее заметно. Причиной более медленного роста кладоний в лесах, чем в редколесьях, является не угнетающее воздействие более сомкнутого древесного яруса, уменьшающего освещение, а конкуренция с обильно разрастающимися в лесах тенелюбивыми мхами, кустарничками и травами, что установлено А. В. Ковакиной по наблюдениям в Мурманской обл. При сравнении прироста у лишайников, произрастающих на болотах и в других сообществах, значительной разницы нам проследить не удалось, хотя для других северных регионов (восточноевропейский север, Кольский полуостров, северная Камчатка) отмечается некоторая тенденция в сторону увеличения прироста кладоний на крупных болотных массивах (Андреев, 1954), что связано с повышенной влажностью воздуха.

Из лишайников на Таймыре наиболее распространены кладонии, на долю цетрарий приходится менее половины площади. В Эвенкии также господствуют кладонии, цетрарии встречаются весьма редко.

Характерной особенностью распространения кустистых лишайников является ничтожное участие их в растительном покрове арктических тундр Таймыра, что затрудняет их использование (см. рисунок). Полуостров отличается чрезвычайно суровыми климатическими условиями, вызывающими угнетенный рост и редукцию кустистых лишайников. На этот факт обращали внимание многие исследователи (Кузнецов, 1886; Еленкин, 1909; Городков, 1926; Андреев, 1954). Кустистые лишайники появляются в незначительном количестве в северных субарктических тундрах и широко развиваются в подзонах южных субарктических тундр, лесотундре, северной и отчасти средней тайги. Здесь широкому распространению лишайниковых фитоценозов благоприятствуют сильно кислые торфянистые и подзолистые почвы, а также длинный световой день (Mattick, 1932; Городков, 1936). С помощью среднемасштабной «Карты растительности и кормовых запасов Таймырского национального округа» (Щелкунова и др., 1974—1975) выявлены особенности распространения кустистых лишайников (см. рисунок). При составлении схемы распространения кустистых лишайников в основу положены проективное покрытие, высота подеция, годовой прирост, позволившие вычислить массу



Распространение кустистых лишайников в Таймырском и Эвенкийском автономных округах.

Лишайниковые покрытия: *1* — первой категории (покрытие лишайников более 18%); *2* — второй категории (покрытие 9—18%); *3* — третьей категории (покрытие менее 9%); *4* — кустистых лишайников, пригодных для освоения оленями, ничтожное количество.

ежегодного прироста лишайников. Все лишайниковые массивы нами условно разделены на три категории.

Первой категории соответствуют наивысшие значения названных показателей: истинное покрытие лишайниками 18—27%, масса ежегодного прироста [2] 55—80 кг/га, высота лишайников более 4 см.

Второй категории соответствуют средние показатели: истинное покрытие лишайниками 10—18%, масса ежегодного прироста 25—55 кг/га, высота подеция 2—4 см.

Третьей категории соответствуют наименьшие значения тех же показателей: истинное покрытие лишайниками не более 9%, масса ежегодного прироста до 25 кг/га, высота подеция менее 2 см.

Выявлено, что лишайниковые массивы первой категории на Таймыре редки: к югу от оз. Хантайское они отмечены по долинам рек и нижним склонам гор в лесах и редколесьях (реки Эдындэ, Хаканча, Колюмбе, Горбиачин). Наиболее типичны они в Эвенкии в южной части гор Путорана, где широко развиты в поясе горных тундр и горных редколесий (северо-западные окрестности оз. Агата, верховья рек Виви, Тембенчи, Эмбенчимэ, Кочечум, Котуй, водораздел в истоках рек Сида и Мойеро).

Лишайниковые массивы второй категории распространены в районе Енисея к югу от г. Дудинки, вдоль р. Хеты (лесотундра), в лесном и тундровом поясах на Котуйском нагорье (от р. Котуя до р. Ильи) и Анабарском плато (между реками Меркю и Попигай). Но наиболее свойственны такие участки подзоне северной тайги в Эвенкии, где они занимают основную часть территории.

---

[2] Масса ежегодного прироста здесь и далее приводится в воздушно-сухом состоянии.

Лишайниковые участки третьей категории наиболее часто встречаются в субарктических тундрах Таймыра (лево- и правобережье Енисея, бассейн р. Дудыпты, р. Боганида, окрестности оз. Лабаз, а на левобережье Хатанги — севернее р. Новой). В лесотундре они широко развиты на левобережье Хеты между реками Котуй и Попигай, а на юге округа, восточнее р. Маймечи, распространены в поясе горных лесов и редколесий, в поясе горных тундр. В северной тайге лишайниковые массивы, отнесенные к третьей категории, занимают незначительную площадь. Еще южнее они становятся типичными в северной части среднетаежных лиственничных лесов на левобережье Нижней Тунгуски.

Южная граница массового распространения кустистых лишайников на Енисейском Севере проходит примерно по р. Подкаменной Тунгуске и ее притоку р. Чуне. Продвижению лишайников в более южные широты препятствует жаркое лето с большим количеством сухих дней.

Итак, изучение годового прироста кладоний и их распространения на Енисейском Севере свидетельствуют о следующем.

Годовой прирост у разных видов кладоний существенно различается, наибольшим приростом характеризуется кладония оленья, а наименьшим — кладония альпийская.

Величина годового прироста у изученных видов кладоний возрастает с увеличением высоты их подеция независимо от ботанико-географической подзоны и вертикальной поясности.

Особенности роста кустистых лишайников при любой их высоте подчиняются закону зональности. С продвижением от подзоны северной тайги к арктическим тундрам годовой прирост и высота подециев снижаются.

Годовой прирост кустистых кладоний зависит от характера окружающей растительности: в тундровых сообществах они растут медленнее, чем в кустарниковых и редколесных, отражая тем самым особенности местообитаний.

Независимо от высоты подеция у кладоний лесной и альпийской в горных редколесьях годовой прирост больше, чем в горных лесах.

Наиболее широко распространены кустистые лишайники в подзонах южных субарктических тундр, лесотундре и северотаежных лиственничных лесах.

Чтобы проследить изменения, происшедшие на лишайниковых пастбищах Таймыра за последние 20 лет, нами произведено сравнение наших данных геоботанического обследования 1955 г. с материалами обследования 1975 г., выполненного в восточном Таймыре по правобережью Хатанги от пос. Новорыбное на юг до р. Фомич, а затем к р. Малой Половинной.

Этот маршрут пересекает средние и южные субарктические тундры, лесотундру и пояс горных тундр на Анабарском плато. Здесь расположены оленьи пастбища совхоза «Арктический» Хатангского р-на. Характерно широкое развитие лишайников, среди которых кладонии преобладают над цетрариями.

На обследованном участке в подзоне средних субарктических тундр кустарничково-лишайниковые пятнистые тундры сочетаются с полигонально-валиковыми и плоскобугристыми лишайниковыми и моховыми болотами. В южных субарктических тундрах распространены ерниковые и ивняковые тундры, ерники, ивняки, реже ольховники. Для лесотундры характерны лиственничные леса и редколесья, иногда с подлеском из берез. В поясе горных тундр обычны кустарничково-лишайниковые пятнистые тундры, каменистые тундры, арктические кустарничковые пятнистые тундры, встречаются осоково-моховые болота.

Данные, полученные в результате сравнения на площади 262 тыс. га по высоте лишайников, их проективному покрытию, густоте в пятне и валовому запасу, сведены в табл. 4, из которой следует, что в настоящее время в лишайниковых фитоценозах произошли заметные изменения. Под влиянием чрезмерного выпаса оленей уменьшилась высота кладоний на 1.7 см, или 41.7%. Наибольшее снижение произошло в лесотундре, где наблюдается систематическое использование пастбищ. В рассмотренных подзонах уменьшилось проективное покрытие кустистых лишайников, особенно в южных и средних субарктических тундрах. В некоторых подзонах отмечено и снижение густоты кладоний. В результате изменения этих количественных показателей кормовых лишайников, преимущественно на зимних пастбищах, сократились валовые запасы и оленеемкость. Так, в южных субарктических тундрах 20 лет тому назад запасы составляли около 400 кг/га в воздушно-сухом состоянии, в настоящее время они не превышают 92 кг/га, т. е. снижение произошло на 6.9%. В подзоне средних субарктических тундр валовые запасы уменьшились на 36.3%, в лесотундре — на 25.3, в горных тундрах — на 20.3%. Исследования свидетельствуют о происходящей в современный период деградации кустистых лишайников в растительном покрове (делихенизации), а зачастую и смене лишайниковых фитоценозов осоково-пушицевыми.

На огромной территории от Енисея до Пясины, где многие годы проходили основные пути миграции многотысячной Таймырской популяции диких северных оленей (475 тыс.), в растительном покрове также почти исчезли кустистые лишайники (см. рисунок) и оленьи пастбища выпали из сферы сельскохозяйственного освоения.

Под влиянием антропогенных факторов деградировали лишайники вокруг северных поселков и городов (Волочанка, Хета, Хатанга, Есей, Чи-

ТАБЛИЦА 4

Изменение обилия и запасов кустистых лишайников на Таймыре за период 1955—1975 гг.

Подзона, пояс	Обследованная площадь, га	Высота лишайников, см				Покрытие лишайниками, %			Густота лишайников, %			Валовой запас лишайников, кг/га			Оленеемкость пастбищ на 1 га (в олене-днях)		
		1955	1975	уменьшение		1955	1975	уменьшение, %	1955	1975	изменение, %	1955	1975	уменьшение, %	1955	1975	уменьшение, %
				см	%												
Средние субарктические тундры	50148	3.5	2.6	0.9	25.7	20	10	150.0	30	25	—16.7	240	153	36.3	3.5	2.4	31.4
Южные субарктические тундры	10462	3.9	2.1	1.8	25.6	20	7	165.0	40	30	—125.00	399	92	76.9	3.7	1.3	64.9
Лесотундра	21328	4.8	2.6	2.2	45.8	20	15	25.0	40	40	0	396	296	25.3	5.0	4.0	20.0
Пояс горных тундр	180317	4.2	2.3	1.9	45.2	10	5	50.0	30	40	+133.03	123	98	20.3	1.6	1.3	18.8
Среднее		4.1	2.4	1.7	41.7	15	10	33.3	35	35	—	—	—	—	—	—	—

ринда, Эконда, Ванавара, Дудинка, Норильск), в районах убойных пунктов.

Большой вред растительности северных экосистем и особенно кустистым лишайникам нанесен применением в летнее время гусеничного транспорта. Только на левобережье Енисея вдоль газопровода протяженностью 135 км кустарничково-лишайниковые тундры сильно нарушены на площади 70 тыс. га.

Площадь, на которой происходит исчезновение кустистых лишайников, на Таймыре достигает свыше 1 млн. га. Этот процесс шире распространен в южных субарктических тундрах и лесотундре, где располагаются наиболее интенсивно используемые весенние, осенние и зимние пастбища основного поголовья домашних оленей округа. Уменьшение обилия кустистых лишайников, чрезвычайно ранимого компонента фитоценозов, сдерживает развитие оленеводства.

В результате воздействия пожаров сократились площади главным образом лесных и редколесных лишайниковых фитоценозов на Таймыре (700 тыс. га) и в Эвенкии (3 млн. га). Как свидетельствуют материалы геоботанических исследований института Росгипрозем, делихенизации растительного покрова подвержены многие северные регионы: Мурманская обл. (неопубликованные данные Л. Г. Фокиной), Ненецкий (Уткин, 1974) и Чукотский (Полежаев, 1975, 1978) автономные округа, Камчатская обл. (сообщение Г. В. Лебедевой, 1976 г.). Процессы делихенизации и озлаковения отмечаются и на оленьих пастбищах в Якутской АССР (Андреев, 1977).

Система правильного использования лишайниковых пастбищ должна строиться с учетом скорости роста кладоний, а географические закономерности распространения лишайников должны лежать в основе размещения сезонных пастбищных отводов. Позднеосенние, зимние и ранневесенние пастбища, на которых основным кормом северного оленя являются ягели, следует размещать в подзонах с обильным их распространением (первая и вторая категория лишайниковых массивов). Поздневесенние и раннеосенние пастбища, где оленями поедаются не только ягели, но травянистые и кустарниковые растения, могут размещаться на бедных лишайниками участках (третья категория лишайниковых массивов).

Непременным условием сохранения кустистых лишайников является комплекс мероприятий по их рациональному использованию: строгое соблюдение норм нагрузки на оленьи пастбища, своевременная смена сезонных пастбищных участков, применение пастбищеоборотов. В бесснежный период года недопустимо использование гусеничного транспорта.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. 1954. Прирост ягеля в центральной части бассейна реки Анадырь. Бот. ж., 39, 3.

Андреев В. Н. 1952. О приросте кустистых лишайников. ДАН СССР, 85, 4. — 1954. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования. Тр. БИН АН СССР, сер. III, геоботаника, 9. — 1977. Роль антропогенных факторов в развитии северных биогеоценозов. В кн.: Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск.

Барашкова Э. А. 1960. Влияние гиббереллoвой кислоты на прирост *Cladonia rangiferina* (L.) Web. Бот. ж., 46, 5. — 1961а. Влияние некоторых стимуляторов на рост ягеля. Автореф. канд. дис. Л. — 1961б. Некоторые особенности роста кормового лишайника *Cladonia rangiferina* (L.) Web. в условиях Мурманской области. Бот. ж., 46, 3. — 1961в. Ускорение роста *Cladonia rangiferina* (L.) Web. В кн.: Ботанические материалы отдела споровых растений. Л., 14. — 1963. Сезонность в развитии кормового лишайника кладонии оленьей. Тр. НИИСХ Крайнего Севера, 12.

Городков Б. Н. 1926. Оленьи пастбища на севере Уральской области. В кн.: Урал, 8. — 1936. Итоги изучения прироста лишайников. В кн.: Сов. оленеводство, 8. Л.

Еленкин А. А. 1909. Лишайники полярного побережья Сибири. Записки Акад. наук, 8, 27, 1.

Игошина К. Н. 1939. Рост кормовых ягелей на Приуральском Севере. Тр. НИИСХ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство, 4.
Куваев В. Б., В. П. Самарин. 1941. Кормовые растения северного оленя в Томпонском районе Якутской АССР (Верхоянский хребет). В кн.: Материалы по растительности Якутии. Л.
Кузнецов Н. И. 1884. Материалы к лишайниковой флоре Новой Земли. Ботан. зап., изд. при Ботан. саде Сиб. унив., 1.
Полежаев А. Н. 1975. Предварительные данные о современном состоянии зимних оленьих пастбищ Чукотки. Тр. Магаданск. НИИСХ Северо-Востока. — 1978. О приросте кормовых лишайников на оленьих пастбищах Чукотки. Тр. Магаданск. НИИСХ Северо-Востока.
Салазкин А. С. 1937. Быстрота роста кормовых лишайников. В кн.: Сов. Оленеводство, 11. Л.
Самбук Ф. В. 1928. Достижения и пути к разрешению «ягельной» проблемы. Северная Азия, 2.
Танфильев Г. И. 1896. По тундрам тиманских самоедов летом 1892 г. Изд. РГО, 30, 1.
Уткин В. В. 1974. Изменение Печорских тундр под влиянием антропогенных факторов. Биол. проблемы Севера. Ботаника и растительные ресурсы, 3.
Щелкунова Р. П. 1970. Растительность тундровой зоны Якутской АССР. Автореф. канд. дис. Иркутск. — 1976. Особенности зонального распределения кормовой фитомассы на Таймыре. Бюл. НИИСХ Крайнего Севера, 11, Норильск.
Brink N. W. 1973. Lichen growth rates in West Greenland. Arctic and Alpine Research, 4, 5.
Krabbe G. 1891. Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia.*
Mattick F. 1932. Bodenreaktion und Flechtenverberitung. Beihefte zum Botan. Genralbl., XLIX, Erganzungsband.
Pegau R. E. 1948. Growth rates of important reindeer forage lichens on the Seward Peninsula Alaska. Arctic, 21, 4.
Tengwall T. 1928. Renlavarnas tillväxt och biologii Torne och Lule Lappmarker. Svensk. Bot. tidskr., bd. 22.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Крайнего Севера,
Норильск.

Получено 1 XI 1976.

SUMMARY

For the first time annual accretion of three species of fruticose lichens in Taimyr and Evenkia has been studied. *Cladonia rangiferina* has been found to have annual accretion of 2.5—3.6 mm in Taimyr, whereas in Evenkia situated to the South it is 2.9—4.7 mm. In *Cladonia sylvatica* annual accretion is lower: it makes 2.3—4.0 mm in Taimyr and 2.6—4.1 mm in Evenkia. *Cladonia alpestris* is characterized by the slowest annual accretion, which does not exceed 1.7—4.5 mm under Taimyr conditions, and 2.3—5.2 mm — in Evenkia. It was noted that in mountain forest areas the accretion of all *Cladonia* species studied is lower as compared with open woodlands. Scheme of geographical distribution of fruticose lichens is presented.

It has been found that as the result of anthropogenic factors (wild and domestic reindeer grazing, usage of caterpillar transport) influence on fruticose lichens, the decrease of fodder lichen high, their projective coverage and overall stock takes place, and sometimes they disappear from the vegetative cover.

УДК 58.04 : 581.543.6 : 581.48 : 582.772.2

Т. В. Далецкая, М. Г. Николаева, М. В. Разумова

ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ ГИББЕРЕЛЛОВОЙ КИСЛОТЫ И КИНЕТИНА В НАРУШЕНИИ ГЛУБОКОГО ПОКОЯ СЕМЯН *ACER TATARICUM (ACERACEAE)*

T. V. DALETSKAYA, M. G. NIKOLAEVA, M. V. RASUMOVA. THE INVESTIGATION OF GIBBERELLIN AND KINETIN ROLE IN BREAKING DEEP DORMANCY OF *ACER TATARICUM* SEEDS

Изучали влияние гибберелловой кислоты (ГК$_3$) и кинетина (К) на прорастание семян и зародышей клена татарского, находящихся в глубоком физиологическом покое, и метаболизм эндогенных гиббереллинов (ГБ) в них. Показано, что гормоны проникают к зародышу сквозь все покровы, хотя последние задерживают большую часть данного вещества. Найдено, что ГК$_3$ не стимулирует прорастание семян и очень слабо влияет на метаболизм эндогенных ГБ в них. Между тем кинетин способствует прорастанию зародышей и семян без околоплодника и вызывает такие же изменения в содержании эндогенных ГБ, как длительная холодная стратификация.

Вопрос об ускоренном проращивании покоящихся семян имеет большое практическое значение. К настоящему времени накопилось много сведений о том, что гиббереллины (ГБ) и цитокинины (ЦК) наряду с различными другими факторами стимулируют прорастание семян, находящихся в неглубоком физиологическом покое. Для нарушения глубокого покоя семян многих растений необходима длительная холодная стратификация, которую до недавнего времени не удавалось заменить никакими воздействиями. Большинство авторов указывают, что у таких семян ГБ и ЦК в той или иной мере стимулируют рост изолированных зародышей, причем обычно ЦК оказывают более сильное действие, чем ГБ. Нам (Николаева и др., 1973; Разумова и др., 1975) удалось с помощью кинетина (К) не только стимулировать рост зародышей, но и вызвать прорастание семян клена татарского и ряда других видов *Acer*, характеризующихся глубоким физиологическим покоем, при условии удаления околоплодника. Однако обработка этими гормонами не способствует прорастанию семян разных видов клена в околоплоднике. Отсутствие реакции семян в околоплоднике на обработку объясняется, по мнению некоторых авторов (Webb, Wareing, 1972; Devlin, Karczmarczyk, 1975) малой проницаемостью покровов для растворов этих веществ.

При разработке приемов ускоренного проращивания семян, находящихся в глубоком покое, большое значение имеет выяснение характера изменений, происходящих в процессе стратификации. По мнению одних авторов (Brown, Van Staden, 1973), прорастание семян возможно лишь при наличии определенной концентрации ЦК, другие авторы (Khan, 1971) считают, что для прорастания в первую очередь необходимы ГБ. Потребность в ЦК возникает лишь при наличии в покоящихся семенах большого количества ингибиторов, обусловливающих состояние покоя.

Имеющиеся данные свидетельствуют, что во время холодной стратификации семян происходит увеличение содержания ГБ и ЦК (Webb et al., 1973; Lewak et al., 1975; Tomaszewska, 1976, и др.). Т. В. Далецкая (1979) нашла, что под действием низкой температуры происходят увеличение активности и изменение состава гиббереллиноподобных веществ (ГПВ). Гораздо меньше известно о том, что происходит в семенах под влиянием обработки их ГБ и ЦК. Фактически имеется лишь одна работа (Michniewicz, Kamieńska, 1967), указывающая, что у семян цикория, которому для прорастания необходима холодная стратификация, обработка К вызывала увеличение содержания ГБ.

Нами были предприняты опыты с целью исследовать, поступают ли ГК$_3$ и К к зародышу через кожуру и околоплодник, а также выяснить влияние этих веществ на содержание эндогенных ГБ в семенах. Такой подход позволяет не только судить о проницаемости покровов, но и составить некоторое представление о характере действия изучаемых веществ на покоящиеся семена.

Объектом исследования служили семена клена татарского, характеризующиеся типичным глубоким физиологическим покоем, для нарушения которого необходима 3—4 месячная холодная стратификация при 0—3°. Торможение прорастания семян этого вида обусловлено главным образом покоем зародыша, а также присутствием покровов. При этом установлено, что основное тормозящее влияние оказывает кожура (Разумова, Николаева, 1974).

Влияние обработки семян гиббереллoвой кислотой и кинетином на последующий рост зародышей

Схема постановки опытов была следующая: после 7 дней намачивания семян в воде при 9—10° интактные семена, семена без околоплодника и изолированные зародыши обрабатывались в течение двух дней растворами ГК$_3$ и К. Затем раствор удалялся и из семян извлекались зародыши. Проращивание проводилось в трех повторностях по 25 зародышей в чашке. Учитывалось количество нормально растущих зародышей и зародышей с признаками ненормального роста.

При изучении проникновения ГК$_3$ испытывалась одна концентрация — 100 мг/л (табл. 1). Проращивание зародышей проводилось в темноте и на свету, так как сочетание обработки ГК$_3$ и света в некоторых случаях значительно стимулирует прорастание. Из проведенных опытов следует, что обработка семян приводит к повышению процента прорастания извлеченных из них зародышей, при этом все зародыши прорастают нормально. Следовательно, ГК$_3$ проникает к зародышу через все покровы. В темноте у зародышей, непосредственно обработанных гормоном, и зародышей, извлеченных из семян, обработанных предварительно ГК$_3$ как в околоплоднике, так и без него, различий в стимуляции прорастания не было. На свету наблюдалась разница в действии ГК$_3$, данной непосредственно

ТАБЛИЦА 1

Влияние ГК$_3$ на прорастание зародышей клена татарского в зависимости от условий обработки

Концентрация ГК$_3$, мг/л	Прорастание зародышей (в %) на 14-й день после обработки		
	изолированных зародышей	семян без околоплодника	семян в околоплоднике
	Опыт I. Темнота		
0 (вода)	32±0	36±3	36±5
100	53±3	51±2	49±7
	Опыт II. Темнота		
0 (вода)	47±8 [1]	32±2	—
100	48±6 [2]	52±2	45±5
	Свет		
0 (вода)	40±0 [3]	40±10	—
100	80±0	63±2	55±0

[1] Загнивших 15%.
[2] Загнивших 23%.
[3] Загнивших 17%.

зародышам или путем обработки семян; при этом поступление ГК$_3$ задерживалось главным образом кожурой.

Обработка семян и зародышей кинетином производилась в растворах 10, 50, 500 мг/л также в течение двух дней. После этого изолированные зародыши и семена, у которых удалялся только околоплодник, проращивались в темноте. Были получены весьма интересные результаты (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Влияние К на прорастание зародышей и семян клена татарского в зависимости от условий обработки

Концентрация К, мг/л	Обработка кинетином					
	изолированных зародышей		семян без околоплодника		семян в околоплоднике	
	Н	н/Н	Н	н/Н	Н	н/Н
	Прорастание изолированных зародышей на 14-й день (%)					
0 (вода)	36±5	0	25±2	0	36±5	0
10	72±0	0	—	—	—	—
50	100±0	0	45±7	0	32±0	0
500	0	100±0	68±0	32±0	100±0	0
	Прорастание семян без околоплодника на 23-й день (%)					
0 (вода)	—	—	0	0	0	0
500	—	—	65±3	0	33±2	0

Н — нормальный рост, н/Н — ненормальный рост.

При использовании высокой концентрации К (500 мг/л) во всех трех случаях, т. е. при намачивании семян в околоплоднике, без него и изолированных зародышей наблюдался 100-процентный рост зародышей. Однако характер роста зависел от присутствия различных покровов во время обработки. При обработке изолированных зародышей рост последних носил ненормальный характер. Это выражалось в сильном и неравномерном разрастании семядолей и утолщении гипокотиля. Такие проростки оказывались нежизнеспособными и быстро погибали.

Когда раствором К той же концентрации обрабатывались семена без околоплодника, но с неповрежденной кожурой, рост большей части извлеченных из них зародышей был нормальным, семядоли разрастались незначительно, загнивания не было. Намачивание интактных семян в этом растворе обеспечило самый лучший рост: у всех зародышей образовывались корни, утолщение гипокотиля и разрастание семядолей не наблюдались. При обработке семян раствором К 50 мг/л прорастание во всех случаях носило нормальный характер. Однако присутствие покровов во время обработки резко снижало процент растущих зародышей. Обработка К в концентрации 10 мг/л оказалась недостаточной, чтобы обеспечить полное прорастание даже изолированных зародышей.

Обработка интактных семян раствором К в концентрации 500 мг/л после удаления околоплодника привела к прорастанию 33% семян. В то же время семена, не обработанные гормоном, не прорастали совсем, а обработка семян без околоплодника той же концентрацией К повышала прорастание до 65%.

Из сказанного следует, что околоплодник и кожура сильно затрудняют проникновение кинетина к зародышу. Однако при использовании высокой концентрации раствора необходимое для роста зародыша количество вещества проходит через все покровы.

Активность эндогенных гиббереллиноподобных веществ

После обработки семян в околоплоднике, без него и изолированных зародышей растворами $ГК_3$ и К в них определяли активность ГПВ. Параллельно регистрировался ход прорастания (рис. 1). Изолированные зародыши начинали прорастать только на 7-й день; за время опыта проросло не более $^1/_3$ всех зародышей. $ГК_3$ несколько ускоряла этот процесс. Под влиянием кинетина энергичное прорастание началось на 3-й день, а на 5-й прорастало большинство зародышей. Необработанные и обработанные $ГК_3$ семена в околоплоднике и без него не прорастали. В то же время К вызывал уже на 10-й день прорастание семян без околоплодника, которое к 25-му дню достигало 60%.

Пробы брались сразу после двух дней обработки. Затем семена анализировались еще раз после 7 дней проращивания, т. е. за 2—3 суток до начала прорастания. В этом случае в пробу попадали семена без роста гипокотиля, хотя и с некоторыми признаками роста семядолей. В тех случаях, когда обработке подвергались семена в околоплоднике, последний удалялся перед экстракцией ГПВ.

Анализировали пробы из 30 семян, сырой вес которых составлял 1.3—1.5 г. Экстракцию проводили 96% этанолом, который удалялся в токе воздуха. Водный остаток подкисляли и ГПВ переводили в этилацетат. Разделение проводили с помощью тонкослойной хроматографии (кизельгель G, фирма Мерк) в растворителе бензол: н-бутанол : уксусная кислота (80 : 15 : 5), где Rf $ГК_3$ был 0.35, а $ГК_{4+7}$ — 0.65. ГПВ элюировали этилацетатом. Активность выделенных веществ устанавливали эндоспермальным тестом по образованию сахаров беззародышевыми половинками семян ячменя (Paleg, 1960).

В покоящихся семенах клена татарского после 9 дней намачивания в воде при 9—10° содержится одно активное вещество, которое располагается на хроматограмме в зоне $ГК_3$ (рис. 2, *А*). После трех месяцев стратификации при 0—3°, перед началом прорастания на хроматограммах экстрактов из семян наблюдается 4 активных вещества.

На рис. 2, *Б* видно, что после двух дней намачивания в растворе $ГК_3$ интактных семян наблюдается небольшое увеличение активности вещества в зоне, соответствующей $ГК_3$. После обработки семян без околоплодника активность в этой зоне становится значительнее. Выдерживание таких семян еще в течение 7 дней после окончания обработки приводит к дальнейшему увеличению активности веществ этой зоны и к появлению активного вещества в зоне *III*, соответствующей $ГК_{4+7}$. Наиболее сильное действие $ГК_3$ оказывала на эндогенные ГБ при обработке изолированных зародышей. В этом случае сильное возрастание активности в зоне *II* и появление ее в зоне *III* наблюдались сразу после двухдневной обработки.

Проведенные анализы обнаружили, что обработка семян раствором К оказывает сильное действие не только на прорастание, но и на состав эндогенных ГПВ. При этом присутствие покровов во время обработки также имеет большое значение (рис. 2, *В*). После двух дней обработки К

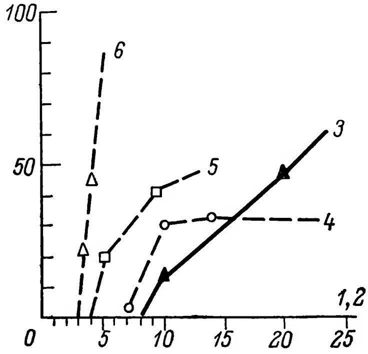


Рис. 1. Влияние гиббереллoвой кислоты и кинетина на прорастание семян без околоплодника и зародышей клена татарского.

1 — прорастание семян без околоплодника в воде; *2* — то же, но после обработки раствором $ГК_3$; *3* — то же, но после обработки раствором К; *4* — прорастание зародышей в воде; *5* — то же, но после обработки раствором $ГК_3$; *6* — то же, но после обработки раствором К. *На оси ординат* — процент прорастания; *на оси абсцисс* — дни проращивания.

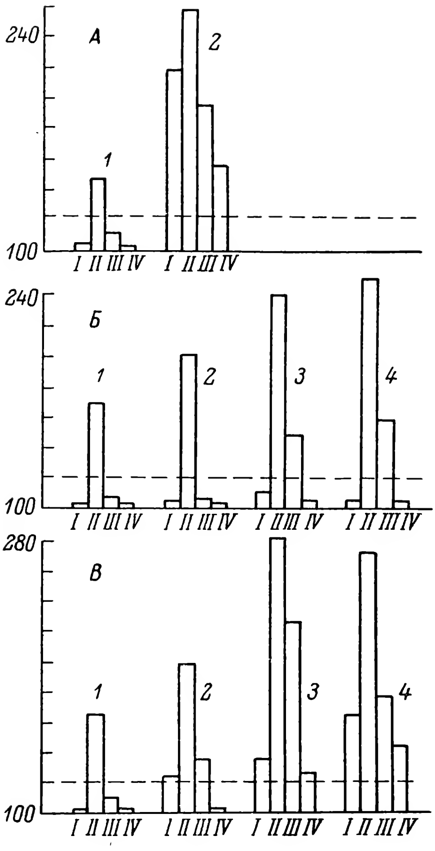


Рис. 2. Изменение активности ГПВ в семенах клена татарского под влиянием стратификации при 0—3° (*А*), обработки растворами ГК$_3$ (*Б*) и К (*В*).

А: *1* — семена в околоплоднике после намачивания в воде при 9—10° в течение 9 дней; *2* — то же, но после стратификации при 0—3° в течение 3 месяцев; *Б* и *В*: *1* — семена в околоплоднике после 7 дней намачивания в воде при 9—10°, обработанные ГК$_3$ или К; *2* — то же, но обработанные ГК$_3$ или К после удаления околоплодника; *3* — то же, но после 2 дней обработки ГК$_3$ или К семена проращивались при 20° еще 7 дней; *4* — зародыши, вынутые из семян после 7 дней намачивания в воде при 9—10° и обработанные 2 дня ГК$_3$ или К. Rf зон ГПВ на хроматограммах: *I* — 0.15, *II* — 0.35, *III* — 0.65, *IV* — 0.85. *На оси ординат* — активность ГПВ по эндоспермальному тесту (в процентах от контроля).

500 мг/л в интактных семенах были обнаружены ГПВ только в зоне *II*, как и в необработанных, контрольных семенах. Обработка семян после удаления околоплодника приводила к появлению активности, хотя и очень слабой, еще в зоне *I* и *III*, а через 7 дней после обработки значительно увеличилась активность в зонах *II* и *III* и появлялась активность в зоне *IV*. Двухдневная обработка зародышей, освобожденных от всех покровов, сопровождалась значительным увеличением активности ГПВ во всех четырех зонах подобно тому, как это имело место у семян, прошедших холодную стратификацию и готовых к прорастанию.

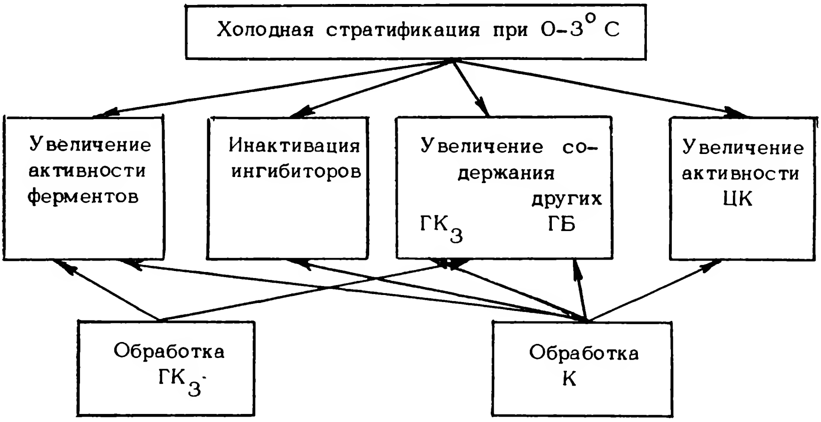
Отсутствие реакции семян на обработку гормоном до сих пор объясняли непроникновением ГК$_3$ к зародышу через кожуру и околоплодник. Однако попытка стимулировать прорастание путем впрыскивания ГК$_3$ внутрь семени клена явора не дала положительного эффекта (Webb, Wareing, 1972). Проведенная нами работа показала, что ГК$_3$ безусловно проникает внутрь семени. Это следует из того, что после обработки ГК$_3$ семян в покровах наблюдается увеличение процента прорастания зародышей, а также происходит увеличение активности вещества в зоне *II* хроматограмм, соответствующей местоположению гибберелловой кислоты. Все же возрастание активности ГПВ в зоне *II* находится в зависимости от присутствия покровов. Поступление гормона задерживается как кожурой, так и околоплодником. Однако обработка ГК$_3$ даже изолированных зародышей не приводит к 100-процентному росту. Это, вероятно, связано с тем, что в семенах, характеризующихся глубоким физиологическим покоем, в их зародышах отсутствует способность метаболизировать ГК$_3$ в необходимые для прорастания ГБ. Мы видим, что намачивание в растворе ГК$_3$ сопровождается увеличением активности только в зоне ГК$_3$, очень небольшим подъемом активности в зоне *III*, соответствующей ГК$_{4+7}$, и не приводит к увеличению содержания других гиббереллинов.

По-видимому, для прорастания семян необходим определенный уровень активности гиббереллинов. У непокоящихся семян имеются все ГБ, необходимые для прорастания. Семена с неглубоким покоем, вероятно, располагают возможностью метаболизировать ГК$_3$ в необходимую для прорастания форму. Между тем у семян, находящихся в глубоком покое, на пути превращений гиббереллинов имеется какой-то блок; способность к их метаболизму возникает под влиянием холодной стратификации.

Кинетин в отличие от ГК$_3$ стимулирует прорастание покоящихся семян. Особенно сильно он стимулирует рост зародышей, непосредственно намоченных в растворе гормона, а также зародышей, извлеченных из семян, которые предварительно обрабатывали кинетином. Для полного и нормального прорастания зародышам клена необходима концентрация кинетина порядка 50 мг/л. Более высокая концентрация (500 мг/л), которая необходима для прорастания семян, действует на изолированные зародыши токсично, вызывая ненормальный рост, более низкая — не приводит к полному прорастанию всех зародышей. Следовательно, околоплодник и кожура задерживают проникновение к зародышу приблизительно $^9/_{10}$ вещества. Тем не менее при обработке интактных семян раствором высокой концентрации того количества кинетина, которое проходит внутрь семени через околоплодник и кожуру, достаточно, чтобы обеспечить рост зародышей, выделенных после обработки из покоящихся семян. Однако это количество гормона не обеспечивает прорастания всех семян при условии удаления только околоплодника. Тем более его совершенно недостаточно, чтобы зародыш мог преодолеть совместное тормозящее действие кожуры и околоплодника.

Проведенная работа показала, что обработка семян клена татарского раствором К оказывает большое влияние на метаболизм ГПВ. Это действие проявляется тем сильнее и быстрее, чем больше покровов было удалено с зародыша перед обработкой гормоном.

Анализ данных, имеющихся в литературе, и наша работа позволили сопоставить изменения в семенах, вызванные действием холодной стратификации и обработкой гормонами при нарушении глубокого физиологического покоя семян (см. схему). Под влиянием низкой температуры в семенах возрастает активность ферментов (Янкелевич, Николаева, 1975; Lewak et al., 1975). Хорошо известно также, что такой же процесс происходит под действием ГБ и ЦК (Кулаева, 1973, и др.). Имеются сведения, что низкая температура устраняет торможение прорастания семян, вызванное ингибиторами роста, например абсцизовой кислотой (Николаева и др., 1973; Durand et al., 1973). Важнейшей функцией ЦК, в частности К, также является инактивация ингибиторов прорастания. В то же время ГБ не дают такого эффекта (Khan, 1971, и др.). Несомненно, ГБ и ЦК и сами необходимы в процессах прорастания, о чем свидетельствует увеличение их содержания во время холодной стратификации у семян с глубоким покоем. Внесение ГК$_3$ оказывает лишь очень слабое действие на метаболизм ГБ, между тем появление всех ГБ, необходимых для прорастания, происходит под влиянием холодной стратификации или обработки семян К.


Холодная стратификация при 0–3° С
Увеличение активности ферментов
Инактивация ингибиторов
Увеличение содержания ГК$_3$ других ГБ
Увеличение активности ЦК
Обработка ГК$_3$.
Обработка К

Таким образом, проведенная работа позволила выявить еще одну важную сторону действия цитокининов при нарушении глубокого покоя семян.

ЛИТЕРАТУРА

Далецкая Т. В. 1979. Изменение активности гиббереллинов в семенах клена татарского при выходе из покоя. Физиол. раст., 26, 4.

Кулаева О. Н. 1973. Цитокинины, их структура и функция.

Николаева М. Г., Т. В. Далецкая, М. В. Разумова, Н. Н. Кофанова. 1973. Действие гиббереллина и кинетина на рост зародышей и прорастание семян бересклета европейского и клена татарского. Физиол. раст., 20, 4.

Николаева М. Г., В. Н. Петрова, Т. В. Далецкая. 1973. Действие абсцизовой кислоты отдельно и совместно с другими гормонами на рост зародышей и прорастание семян клена татарского. Физиол. раст., 20, 6.

Разумова М. В., М. Г. Николаева. 1974. Роль покровов в покое семян клена татарского. Тез. докл. IV Всес. совещ. «Биологические основы семеноведения и семеноводства при интродукции». Новосибирск.

Разумова М. В., М. Г. Николаева, Т. В. Далецкая. 1975. Роль гормонов в нарушении глубокого покоя семян видов *Acer* в зависимости от степени их зрелости. Бот. ж., 60, 11.

Янкелевич Б. Б., М. Г. Николаева. 1975. Изменение активности ферментов в семенах яблони под влиянием стратификации. Физиол. раст., 22, 3.

Brown N. A., J. Van Staden. 1973. The effect of stratification on the endogenous cytokinin levels of seed of *Protea compacta* and *Leucadendron daphnoides*. Physiol. Plant., 28, 3.

Devlin R., S. Karczmarczyk. 1975. Effect of light and gibberellic acid on the germination of «Early Black» cranberry seeds. Hort. Res., 15, I.

Durand M., C. Thévenot, D. Côme. 1973. Influences de l'acide abscisique sur la germination et la levée de' dormance des embryons de pommier (*Pirus malus* L.). C. r. Acad. sci., 277, I.

Khan A. A. 1971. Cytokinins. Permissive role in seed germination. Science, 171, 3974.

Lewak S., A. Rychter, B. Zarska-Maciejewska. 1975. Metabolic aspects of embryonal dormancy in apple seeds. Physiol. Végét., 13, I.

Michniewicz M., A. Kamieńska. 1967. Effect of kinetin on the content of endogenous gibberellins in germinating seeds of some plant species. Naturwiss., 14.

Paleg G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm. Plant Physiol., 35, 3.

Tomaszewska E. 1976. Growth regulators in Norway maple (*Acer platanoides* L.) seeds. Arbor. Kór., 21.

Webb D. P., J. Van Staden, P. F. Wareing. 1973. Seed dormancy in *Acer*. Changes in endogenous cytokinins, gibberellins and germination inhibitors during the breaking of dormancy in *Acer saccharum* Marsh. J. Exp. Bot., 24, 78.

Webb D. P., P. F. Wareing. 1972. Seed dormancy in *Acer*: endogenous germination inhibitors and dormancy in *Acer pseudoplatanus*. Planta, 104, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 I 1979.

SUMMARY

The effect of gibberellic acid and kinetin on germination of seeds and embryoses of *Acer tataricum* in the state of deep physiological dormancy and on the metabolism of endogenic gibberillins in them has been studied. Hormons have been shown to penetrate to the embryo through all the covers, but the latter detain the greater part of the substance. Gibberellic acid does not stimulate the germination of seeds and only slightly affects the metabolism of endogenous gibberellins, whereas kinetin favours the germination of embryoes and seeds without pericarp and causes the same alterations in endogenous gibberillins contents as long-term cold stratification.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.087.1

Г. С. Розенберг

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ХАРАКТЕРЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПО ГРАДИЕНТАМ СРЕДЫ КАК ОСНОВЕ ОРДИНАЦИОННЫХ МЕТОДОВ

G. S. ROZENBERG. MODERN CONCEPTS ABOUT A NATURE OF THE DISTRIBUTION OF POPULATIONS ALONG ENVIRONMENTAL GRADIENTS AS THE BASIS OF ORDINATION TECHNIQUES

Обсуждаются современные методы нелинейной ординации. Предлагается новый алгоритм, называемый пирсоновой ординацией, основывающийся на представлениях об одновершинном распределении видовых популяций по градиентам среды и соответствии формы распределения кривой Пирсона типа I. Приводится обоснование подобного рода обобщения. Рассматриваются результаты эксперимента по ординации растительных сообществ различных объектов.

В настоящее время в экологических исследованиях применяют большое число подходов для выяснения зависимости распределения популяций от факторов среды. Традиционным методом в этих исследованиях является ординация — упорядочение объектов (видов или сообществ) вдоль отдельных факторов или комплексных градиентов. Наибольшее развитие ординация получила в фитоценологии, так как этот класс методов наиболее соответствует концепции континуума, являющейся методологией современной геоботаники.

Многие исследователи (Василевич, 1972; Whittaker, Gauch, 1973; Dale, 1975; Orloci, 1975; Noy-Meir, Whittaker, 1977; Розенберг, Миркин, 1978) все методы упорядочения объектов делят на прямые и непрямые (ординация вдоль реальных факторов среды и вдоль некоторых абстрактных осей максимального варьирования объектов), одномерные и многомерные (ординация по одному или многим факторам), линейные и нелинейные (модель отношения видов к фактору среды линейна или нелинейна). Последнее является особенно важным, так как биологические закономерности в основном нелинейны (хотя в ряде случаев без ущерба для информативности выводов они могут быть сведены к линейным).

Обзор некоторых методов нелинейной ординации

В последних работах Р. Уиттекера (Whittaker, 1972, 1973а, б, 1975) о прямом градиентном анализе показано, что основным результатом использования этого метода является подтверждение гипотезы об одновершинном, «колоколообразном» (bell-shaped) распределении популяций по градиентам среды (функции утилизации ресурса по Н. С. Абросову и Б. Г. Коврову, 1977). Можно предполагать, что одновершинное распределение популяций вдоль отдельных факторов среды является общей экологической закономерностью, теоретической основой которой являются лимитирующие законы Ю. Либиха и В. Шелфорда (Одум, 1975).

Одним из первых в фитоценологии представления о колоколовидном распределении популяций по факторам среды использовал в своих схемах

Л. Г. Раменский (1925, 1929), который подтвердил их экспериментально, рассматривая изменения количественных признаков видов по склонам. Эти же представления легли в основу шкал Л. Г. Раменского (1938). Методы ординации, которые сформировались несколько позже (прямой градиентный анализ, композиционная ординация), отражают изменение признаков популяций вдоль реальных факторов среды и потому также являются нелинейными (Noy-Meir, Whittaker, 1977). Одновершинные модели в прямом градиентном анализе использовали советские исследователи (Ипатов и др., 1974; Миркин и др., 1974, 1976; Розенберг, 1976; Бурцева, Кононов, 1977). В. С. Ипатов с соавторами строят эмпирическую линию регрессии изменения признаков видов вдоль градиентов среды по максимальным (модальным) значениям признаков. Б. М. Миркин с соавторами широко апробировали вариант градиентного анализа с использованием предварительного выравнивания этой регрессии методом скользящей средней до одновершинной кривой. Обе эти процедуры, являясь эмпирическими, содержат в себе представления о колоколовидном распределении популяций по факторам среды. Наиболее полно идея одновершинной колоколовидной кривой распределения популяций отражается методом гауссовой ординации (Gauch, Whittaker, 1972; Gauch, Chase, 1974; Gauch et al., 1974; Ihm, van Groenewoud, 1975).

Упорядочение сообществ методом гауссовой ординации сводится к такому определению нагрузок сообществ на каждую ось, при котором распределение большей части видов вдоль каждой оси будет наиболее близким к гауссовой кривой (иными словами, это распределение должно соответствовать нормальному или логарифмически нормальному закону распределения, т. е. предполагается, что случайная величина значения признака в некоторой точке градиента представляет собой сумму большого числа слабо зависимых случайных величин, вносящих в нее примерно одинаковый вклад). Процедура гауссовой ординации сводится к минимизации по выбору значений нагрузок X_{lj} сообществ j на ось l выражения

$$G(X_{lj}) = \sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n} [\bar{Y}_{ij} - Y_i(X_{lj})]^2,$$

где $\bar{Y}_{ij}$ и $Y_i(X_{lj})$ — эмпирическое и теоретическое (соответствующее гауссовой кривой) значение признака вида i $(i=\overline{1,\ m})$ для сообщества j $(j=\overline{1,\ n})$. Величина $\bar{Y}_{ij}$ представляет собой значение признака вида i для количественных данных (вес, покрытие, число особей и т. д.; эти количественные показатели экологически и биологически неравноценны, однако для данного метода, опирающегося на форму кривой признака, имеют близкий смысл, тем более что в подавляющем числе случаев они положительно сопряжены). Для качественных данных (присутствие—отсутствие видов) $\bar{Y}_{ik}$ представляет собой частоту встречаемости вида i в k-й группе описаний, объединенных по близким значениям X_{lj}. При этом необходимо помнить, что при объединении происходит некоторая потеря информации и число наблюдений n должно быть значительно больше, чем при количественных данных. Алгоритм гауссовой ординации состоит из трех основных частей (Gauch et al., 1974): задание первоначального порядка описаний-сообществ $\{X_{lj}\}$ по оси l; отбор индикаторных видов, распределение которых и будет аппроксимироваться гауссовой кривой; собственно процедура ординации, заключающаяся в минимизации величины $G(X_{lj})$ по выбору последовательности значений X_{lj}.

Необходимо отметить, что колоколовидная форма распределения видовых популяций вдоль градиентов среды, описываемая гауссовой кривой, является в определенном смысле идеализацией. Как отмечают ряд исследователей (в частности Whittaker, 1973б; Austin, 1976), многие виды могут отклоняться от гауссовой кривой в сторону более сложных форм распределений. Наличие двух и более вершин распределения отражают генетическую неоднородность популяции, специализацию вошедших в нее экотипов к различным вариантам условий среды (микровариации), воздействие на популяции других, не связанных с исследуемым градиентом факторов, эффектов взаимовлияния популяций. При плавном изменении градиентов (отсутствие резких «скачков») или при ненарушенности сообществ распределение видов может иметь плосковершинную форму («платообразное» распределение — plateau distribution; Beals, 1969; Whittaker, 1967, 1973б). Наиболее часто встречаемым отклонением распределения популяций по факторам среды от гауссовой кривой является «скос» по отношению к градиентам среды. В уже цитированных работах Р. Уиттекера приводится множество примеров асимметричных распределений. Подобные примеры можно найти и в работе М. Остина (Austin, 1976), поэтому представляется оправданным, оставив неизменной главную теоретическую посылку — одновершинность кривой распределения, попытаться подобрать более общий вид теоретического распределения для описания эмпирической регрессии «вид/градиент». Таким распределением представляются кривые Джонсона (Милюна и др., 1974) или Пирсона типа I—VII, частным случаем которых является и гауссова кривая. Используя последние, приходим к новому методу ординации, который по аналогии с гауссовой ординацией будем называть «пирсоновой ординацией». Процедура пирсоновой ординации отличается от гауссовой только заданием вида выравнивающей кривой.

Кривые Пирсона типа I—VII обосновываются распределением А. А. Маркова (Марков, 1917; Романовский, 1936; Колмогоров, 1938), часто называемым «схемой прикладываемых шаров» (Митропольский, 1960, 1971). Кривые Пирсона достаточно широко применяются в лесоведении для описания распределения числа стволов древостоя по ступеням толщины (Ипатов, 1968, 1969, 1970; Дыренков 1969, 1974, 1977; Макаренко, 1975; Кузмичев, 1977) и находят применение при описании распределения видов по факторам среды (Аверьянов, Шабанов, 1973; Галямин, Сиптиц, 1974). Разнообразие форм кривых Пирсона, наличие многочисленных таблиц, облегчающих вычислительные процедуры, хорошо разработанные схемы и приемы вычислений (Митропольский, 1971; Могилевер, 1972) делают эти кривые очень полезными при выравнивании наблюдаемых распределений случайных величин.

Применительно к распределению видовых популяций вдоль градиентов среды теоретическая схема может быть сформулирована следующим образом: вероятность встретить вид в заданном отрезке градиента зависит от концентрации вида и от значений этого градиента среды, причем зависимость от последнего нелинейна. Кривые Пирсона типа II и VII (и их частный случай — гауссова кривая) являются симметричными, что не удовлетворяет сформулированным выше требованиям. Остальные кривые асимметричны и различаются лишь «хвостами» распределений: кривая типа I ограничена с двух сторон, остальные асимптотически стремятся к нулю с увеличением (или уменьшением) значений градиента. В соответствии с лимитирующими законами Ю. Либиха и В. Шелфорда естественно предположить, что существуют такие значения градиента среды, выше или ниже которых данный вид практически не может быть встречен. Таким образом, наиболее приемлемой кривой для выравнивания эмпирической линии регрессии «вид/градиент» можно считать кривую Пирсона типа I.

Кривая Пирсона типа I записывается следующим образом (см., например, Митропольский, 1971)

$$Y_i(X_{kj}) = N_i\left(1 + \frac{X_{kj} - a}{l_1}\right)^{q_1}\left(1 - \frac{X_{kj} - a}{l_2}\right)^{q_2},$$

где N_i — максимально возможная величина распределения; $l = l_1 + l_2$ — размах распределения; $q_1 > 0$ и $q_2 > 0$ — некоторые постоянные, характеризующие степень криволинейности зависимости частоты встречаемости вида от градиента; a — постоянная, определяемая через моменты распределения (дисперсию, асимметрию и эксцесс). Критерием принадлежности распределения к одному из типов кривых Пирсона является величина $\varkappa$, также определяемая через моменты распределения (Митропольский, 1971). Параметры распределения N_i, l_1, l_2, q_1 и q_2 определяются по описанной А. К. Митропольским (1960, 1971) методике или с использованием ЭВМ по программе О. М. Могилевера (1972). Наибольший интерес из этих параметров представляет размах распределения $l=l_1+l_2$ — определение потенциально возможных границ распределения вида может оказаться полезным при процедуре объективизации экологических шкал, которые, как в СССР (Раменский и др., 1956), так и за рубежом (Ellenberg, 1950, 1974; Hundt, 1966), строятся эмпирически. Если величина $\varkappa < 0$, то кривая принадлежит к типу I.

Минимизация индекса $P\ (X_{kj})$, эквивалентного по своей записи индексу $G\ (X_{kj})$, по выбору значений X_{kj} и составляет суть пирсоновой ординации, которая осуществляется либо методом наискорейшего спуска (Пшеничный, Данилин, 1975), либо, как в данной работе, — методом случайного поиска с адаптацией (Лбов, 1965).

Сравнение результатов нелинейной ординации

Описанные методы нелинейной ординации (прямой градиентный анализ, гауссова и пирсонова ординации) сравнивались с методом линейной ординации (метод главных компонент). В качестве исходного материала рассматривались две выборки описаний растительности, одна из которых была получена с использованием качественных, а другая — количественных данных.

Первая выборка — тест-модель, представляющая горные луговые степи Северо-Восточного Хангая (МНР). Из 386 выполненных описаний было отобрано 100, содержащих 100 видов (из 365 полностью представляющих флору описанной совокупности сообществ). Размер площадок — 10×10 м, расположение на профиле ориентации С—Ю, пересекавшем три складки местности с перепадом высот 1400—2000 м. При описании покрытие учитывалось в пятибалльной шкале, а при анализе принималось во внимание только присутствие—отсутствие видов. Для каждого описания имелись учеты гумусированности и скелетности почвы. Результаты обработки всей совокупности описаний опубликованы ранее (Кашапов и др., 1975), как и результаты классификации и ординации тест-модели (Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг, Миркин, 1978).

Вторая выборка[1] получена на беле хребта Гурван-Сайхан (МНР) с помощью регулярного учета начиная с высоты 1200 м над ур. м. через каждые 20 м (до 1800 м). Первичная матрица представляла собой 30 описаний, содержащих 29 видов, участие которых в сложении сообществ оценивалось в граммах (среднее из 50 измерений). Результаты первичной обработки данного материала и ординации прямым градиентным анализом также обсуждались ранее (Гордеева, Казанцева, 1973; Казанцева, 1978).

Прежде чем переходить к обсуждению результатов экспериментов, отметим одно общее для всех объектов положение. Гипотеза о соответствии распределения видовых популяций по градиентам факторов среды (гумусированность и скелетность почвы в первом и высота над уровнем моря — во втором случаях) кривым Пирсона типа I подтвердилась для всех включенных в анализ видов двух объектов без исключения. Лишь распределение нескольких видов могло аппроксимироваться симметричной кривой типа II в силу близости величины $\varkappa$ к нулю (с отрицательной стороны), однако для упрощения вычислительного алгоритма пирсоновой ординации распределение этих видов также считалось соответствующим кривой Пирсона типа I.

---

[1] Исходные данные по второй выборке были любезно предоставлены автору Т. И. Казанцевой.

Результаты ординации описанных объектов приведены в табл. 1—3, которые достаточно наглядны, и потому лишь кратко их прокомментируем. Во всех случаях результаты нелинейной ординации оказываются лучшими по сравнению с линейными методами (в частности методом главных компонент). В качестве эталонного результата были приняты результаты прямого градиентного анализа по реальным значениям факторов среды. Справедливости ради следует отметить, что метод главных компонент дал удовлетворительный результат для первого объекта (Северо-Восточный Хангай), что связано со структурой выборки. Во втором случае (хребет Гурван-Сайхан) только третья ось, выделенная методом главных компонент, показала высокое соответствие с реальными наблюдениями высоты над уровнем моря ($\eta^2=0.80$). Однако вклад этой оси в общее варьи-

ТАБЛИЦА 1

Распределение 15 видов тест-модели по первой оси пирсоновой ординации и сила влияния на их распределение факторов, выделяемых различными методами

Вид	Частота встречаемости видов в классах пирсонова градиента					Сила влияния выделенных факторов на распределение видов			
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_4^2
Valeriana officinalis	—	—	0.06	0.28	0.66	0.691	0.623	0.601	0.720
Sanguisorba officinalis	—	0.08	0.20	0.32	0.40	0.600	0.596	0.370	0.568
Trifolium lupinaster	—	0.06	0.16	0.34	0.44	0.513	0.408	0.419	0.761
Senecio campester	—	—	0.10	0.50	0.40	0.420	0.470	0.514	0.331
Thalictrum minus	0.08	0.03	0.07	0.21	0.61	0.518	0.283	0.410	0.081 *
Galium verum	0.12	0.12	0.22	0.20	0.34	0.123	0.137	0.212	0.165
Dianthus versicolor	0.19	0.31	0.18	0.20	0.12	0.150	0.147	0.173	0.209
Peucedanum hystrix	0.04	0.18	0.33	0.21	0.24	0.161	0.138	0.197	0.110 *
Silene jenisseensis	0.09	0.26	0.36	0.14	0.15	0.203	0.111 *	0.273	0.097 *
Cleistogenes squarrosa	0.36	0.34	0.16	0.08	0.06	0.098 *	0.107 *	0.144	0.048 *
Caragana stenophylla	0.38	0.22	0.20	0.16	0.04	0.309	0.271	0.333	0.176
Potentilla acaulis	0.40	0.26	0.24	0.06	0.04	0.511	0.371	0.352	0.469
Thermopsis lanceolata	0.52	0.24	0.09	0.08	0.07	0.380	0.303	0.319	0.151
Artemisia frigida	0.35	0.30	0.28	0.07	—	0.210	0.147	0.254	0.061 *
Trigonella ruthenica	0.71	0.13	0.16	—	—	0.537	0.240	0.314	0.010 *

Примечание. Звездочкой отмечены недостоверные при $P=0.95$ значения силы влияния; η_1^2 — сила влияния пирсоновой ординации, η_2^2 — для гауссовой ординации, η_3^2 — для прямого градиентного анализа, η_4^2 — для метода главных компонент (первая ось).

ТАБЛИЦА 2

Распределение 15 видов тест-модели по второй оси пирсоновой ординации и сила влияния на их распределение факторов, выделяемых различными методами

Вид	Частота встречаемости видов в классах пирсонова градиента					Сила влияния выделенных факторов на распределение видов			
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_4^2
Veronica incana	0.38	0.40	0.22	—	—	0.313	0.324	0.135	0.107 *
Thermopsis lanceolata	0.27	0.41	0.32	—	—	0.192	0.125 *	0.154	0.299
Helictotrichon schellianum	0.32	0.22	0.22	0.24	—	0.267	0.217	0.176	0.091 *
Elymus chinensis	0.31	0.31	0.23	0.08	0.07	0.232	0.204	0.180	0.481
Stipa baicalensis	0.24	0.23	0.27	0.18	0.08	0.187	0.144	0.209	0.201
Androsace incana	0.21	0.19	0.18	0.20	0.22	0.093 *	0.061 *	0.103 *	0.105 *
Agropyron cristatum	0.17	0.21	0.26	0.26	0.10	0.093 *	0.121 *	0.018 *	0.045 *
Festuca lenensis	0.16	0.20	0.20	0.21	0.23	0.144	0.127 *	0.154	0.299
Polygonum angustifolium	0.16	0.18	0.18	0.23	0.25	0.153	0.141	0.142	0.120 *
Pedicularis flava	0.17	0.13	0.22	0.20	0.28	0.103 *	0.179	0.113 *	0.044 *
Arctogeron gramineum	0.13	0.16	0.22	0.20	0.29	0.108 *	0.160	0.109 *	0.077 *
Thymus gobicus	0.15	0.21	0.19	0.17	0.28	0.130	0.117 *	0.114 *	0.362
Orostahys spinosa	0.07	0.14	0.17	0.22	0.40	0.132	0.181	0.223	0.139
Peucedanum hystrix	0.05	0.17	0.20	0.23	0.35	0.181	0.198	0.139	0.111 *
Chamaerhodos altaica	0.03	0.10	0.12	0.31	0.44	0.318	0.221	0.293	0.083 *

Примечание. η_4^2 — для метода главных компонент (вторая ось); остальные обозначения, как в табл. 1.

ТАБЛИЦА 3

Распределение 15 видов растительного покрова беля хребта Гурван-Сайхан по оси пирсоновой ординации и сила влияния на их распределение факторов, выделяемых различными методами

Вид	Средний вес (г) видов в классах пирсонова градиента					Сила влияния выделенных факторов на распределение видов			
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	η_1^2	η_2^2	η_3^2	η_4^2
Artemisia xerophytica	0.13	0.01	—	—	—	0.443	0.443	0.414	0.244 *
Stipa glareosa	2.91	0.82	0.70	—	—	0.633	0.402	0.387	0.771
Astragalus grubovii	0.03	0.08	0.07	—	—	0.099 *	0.077 *	0.443	0.061 *
A. albertii	0.02	0.16	0.18	—	—	0.228 *	0.085 *	0.331	0.152 *
Limonium tenellum	—	0.38	0.01	—	0.06	0.318	0.406	0.100 *	0.399
Ptilotrichum canescens	0.28	1.23	1.41	0.82	0.11	0.295	0.360	0.317	0.308
Caragana leucophloea	—	0.33	0.61	0.05	—	0.275 *	0.309	0.358	0.177 *
Allium mongolicum	—	0.37	0.80	0.64	—	0.181 *	0.193 *	0.425	0.071 *
Ajania achillaeoides	2.29	9.40	3.37	0.24	7.66	0.320	0.290 *	0.115 *	0.338
Stipa gobica	0.21	9.40	6.77	6.23	5.70	0.447	0.379	0.365	0.561
Ephedra sinica	—	—	0.71	2.53	1.72	0.340	0.308	0.445	0.328
Artemisia caespitosa	—	—	1.33	12.73	0.95	0.653	0.518	0.615	0.231 *
Allium polyrrhizum	—	0.68	2.70	8.53	7.65	0.701	0.669	0.775	0.312
Cleistogenes songorica	1.66	1.83	2.38	5.19	10.69	0.708	0.581	0.697	0.115 *
Convolvulus ammanii	1.66	9.83	10.14	11.12	43.18	0.735	0.711	0.702	0.346

Примечание. η_4^2 — сила влияния для метода главных компонент (третья ось); остальные обозначения, как в табл. 1.

рование растительности (10.3%) крайне мал и поэтому «поведение» видов вдоль нее часто оказывается необъяснимым.

Хорошее соответствие наблюдается между результатами нелинейных методов непрямой ординации (гауссовой и пирсоновой) и результатами прямого градиентного анализа (все корреляционные отношения между нагрузками объектов на эти оси $\eta^2 > 0.92$). Эти результаты являются обнадеживающими: без непосредственного измерения труднодоступных факторов (например, увлажнения) можно получить картину, которая достаточно близка к реальной.

Хорошо интерпретируется поведение основных видов в выделенных осях. Так, луговые виды *Valeriana officinalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium lupinaster* по первой оси тест-модели (Северо-Восточный Хангай) противопоставлены степным видам *Thermopsis lanceolata*, *Caragana stenophylla*, *Trigonella ruthenica*, что подтверждает интерпретацию этого фактора как фактора гумусированности (табл. 1). По второй оси скелетности (табл. 2) *Elymus chinensis*, *Veronica incana*, *Helictotrichon schellianum* противопоставлены *Chamaerhodos altaica*, *Peucedanum hystrix*, *Orostachys spinosa*, *Arctogeron gramineum*.

Представляет интерес ординация описаний второго объекта (хребет Гурван-Сайхан), которая выполнена по количественным данным. Поведение таких видов, как *Convolvulus ammanii*, *Allium polyrrhizum*, *Cleistogenes songorica*, позволяет определить эту ось как комплексный градиент высоты над уровнем моря. Однако такие виды, как *Allium mongolicum*, *Astragalus albertii*, *A. grubovii*, которые при прямом градиентном анализе показывали достоверную связь с фактором высоты над уровнем моря, в осях непрямой нелинейной ординации распределились случайным образом. Это можно объяснить, видимо, следующим обстоятельством. Получение количественных характеристик видов (в данном случае веса) — довольно трудоемкая операция, которая практически невозможна при массовом репрезентативном учете (300—500 описаний). В ряде случаев для целей ординации более рациональным являются качественный учет присутствия-отсутствия видов и увеличение за счет этого объема выборки. Результаты ординации объектов по качественным признакам подтверждают этот вывод.

Анализ результатов, приведенных в табл. 1—3, позволяет сделать вывод о том, что пирсонова ординация в большинстве случаев достоверно лучше отражает поведение видов по факторам среды. Кроме того, гипотеза о соответствии эмпирического распределения кривым Пирсона (или, что одно и то же, — распределению А. А. Маркова) позволяет получить еще ряд ценных экологических выводов. Так, в табл. 4 приведены эмпирические и теорегические значения размаха распределения по прямым учетам среды для некоторых видов. Естественно, что все эмпирические значения находятся внутри соответствующих теоретических интервалов. При этом наблюдается связь средних распределений с граничными значениями: чем ближе среднее значение распределения вида по фактору среды к его границе, тем ближе эта эмпирическая граница к теоретической. Отметим также, что амплитуда (размах распределения) по второму фактору (скелетности почвы) очень широка. Это свидетельствует о второстепенном характере влияния данного фактора на структуру растительных сообществ выборки, что совпадает с оценкой его роли методом главных компонент (фактор скелетности объясняет всего 13.1% общего варьирования растительности, в то время как первый фактор гумусированности почвы — 41.8% — Миркин, Розенберг, 1978).

ТАБЛИЦА 4

Границы встречаемости 15 видов тест-модели

Вид	P	Гумусированность почвы			Скелетность почвы		
		$\bar{X}$	границы встречаемости		$\bar{X}$	границы встречаемости	
			эмпирические	теоретические		эмпирические	теоретические
Valeriana officinalis	10	5.81	1.44—6.00	1.13—6.08	16.1	2—40	0—49.7
Trisetum sibiricum	9	5.45	2.63—6.50	1.98—7.14	26.7	2—40	0—57.2
Dasiphora fruticosa	19	5.20	3.99—6.00	3.59—6.22	24.5	1—37	0—55.1
Trifolium lupinaster	8	5.16	2.08—6.50	1.41—6.71	23.2	1—40	0—62.7
Sanguisorba officinalis	24	5.07	2.95—6.50	2.17—7.01	39.8	1—80	0—93.9
Orostahys spinosa	26	3.48	1.28—5.80	1.14—6.03	58.2	5—89	1.2—93.4
Arctogeron gramineum	19	3.64	1.94—6.21	1.33—6.65	51.6	3—89	0—100
Festuca lenensis	62	3.70	1.28—6.00	0.95—7.01	48.8	1—89	0—100
Androsace incana	34	3.50	1.44—5.94	1.08—6.77	48.0	2—84	0—100
Thymus gobicus	63	3.42	1.28—5.94	0.89—6.81	48.3	2—89	0—100
Sibbaldianthe adpressa	17	3.27	1.44—6.23	1.03—7.18	53.2	3—89	0—99.2
Stipa krylovii	30	2.96	1.44—6.21	1.15—7.01	50.3	2—87	0—100
Cleistogenes squarrosa	28	2.92	1.48—6.50	1.20—6.93	47.2	2—84	0—100
Elymus chinensis	42	2.56	1.36—6.23	1.18—6.20	34.2	1—80	0—91.3
Caragana microphylla	11	2.21	1.36—6.10	1.10—6.43	39.8	5—43	1.0—53.7

Примечание. P — число встреч вида в 100 описаниях тест-модели; $\bar{X}$ — средневзвешенная напряженность фактора.

В заключение остается подчеркнуть, что распространение в экологии (и в частности в фитоценологии) представления о колоколовидном распределении популяций по градиентам среды оказало влияние на современные методы систематизации данных, вызвав к жизни целый класс новых методов ординации. Глубокие по экологическим посылкам и корректные в математическом отношении методы, подобные гауссовой и пирсоновой ординации, безусловно имеют большую перспективу не только в фитоценологии, но и в ряде других разделов экологии.

ЛИТЕРАТУРА

Абросов Н. С., Б. Г. Ковров. (1977). Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. — Аверьянов С. Ф., В. В. Шабанов. (1973). Некоторые математические модели системы растение—среда. В кн.: Физическое и математическое моделирование в мелиорации. — Бурцева Е. И., К. Е. Кононов. (1977). Статистический анализ растительности солончаковатых лугов поймы реки Лены. I. Ординация. Биол. науки, 12. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, 1. — Галямин Е. П., С. О. Сиптиц. (1974). Об использовании методов математического моделирования для расчета продуктивности сельскохозяйственных культур при различных режимах орошения. В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М. — Гордеева Т. К., Т. И. Казанцева. (1973). Закономерности распределения надземной фитомассы по вертикальным поясам (Северная Гоби МНР). В кн.: Тез. докл. V делегатского съезда ВБО. Киев. — Дыренков С. А. (1969). Закономерности дифференциации деревьев по толщине и их математическая интерпретация. В кн.: ЭВМ и математические методы в лесном хозяйстве. Рига. — Дыренков С. А. (1974). Модель и метод прогноза изменений с возрастом структуры древостоев элементов леса. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа. — Дыренков С. А. (1977). Статистический подход к моделированию структуры и динамики древостоев. В кн.: Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М. — Ипатов В. С. (1968). Дифференциация древостоя. I. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21. — Ипатов В. С. (1969). Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине на составляющие. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Ипатов В. С. (1970). Дифференциация древостоя. III. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Ипатов В. С., Л. А. Кирикова, Ю. И. Самойлов. (1974). Некоторые аспекты построения экологических амплитуд видов. Экология, 1. — Казанцева Т. И. (1978). Опыт количественного анализа распределения растений подгорной равнины хр. Гурван-Сайхан (Северная Гоби). Проблемы освоения пустынь, 1. — Кашапов Р. Ш., Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина. (1975). Степи Тэвшрулэх. В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Колмогоров А. Н. (1938). Об аналитических методах в теории вероятностей. Успехи матем. наук, 5. — Кузмичев В. В. (1977). Моделирование роста древостоев и оптимизация лесовыращивания. В кн.: Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М. — Лбов Г. С. (1965). Выбор эффективной системы зависимых признаков. В кн.: Вычислительные системы, 19. Новосибирск. — Макаренко А. А. (1975). О свойствах рядов распределения деревьев в древостоях. Лесоведение, 6. — Марков А. А. (1917). О некоторых предельных формулах исчисления вероятностей. Изв. Акад. наук, 11. — Милюна М. К., Х. К. Буш, В. П. Токарев. (1974). Алгоритм графического выбора системы частотных распределений. Гос. фонд алгоритмов и программ, № П000994. — Миркин Б. М., Р. Ш. Кашапов, Ю. Ф. Руди. (1974). Статистический анализ широтных топоклинов. Биол. науки, 3. — Миркин Б. М., Н. Манибазар, Л. И. Онищенко. (1976). Топо-экологический и систематический анализ флоры речных пойм (на примере некоторых пойм МНР). Бюлл. МОИП, отд. биол., 81, 3. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. — Митропольский А. К. (1960). Кривые распределения. — Митропольский А. К. (1971). Техника статистических вычислений. Изд. 2-е. — Могилевер О. М. (1972). Проверка гипотезы соответствия эмпирического распределения кривой Пирсона. В кн.: Сборник программ обработки лесохозяйственной информации на ЭВМ «Минск-22». Л. — Одум Ю. (1975). Основы экологии. — Пшеничный Б. Н., Ю. М. Данилин. (1975). Численные методы в экстремальных задачах. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — Раменский Л. Г. (1929). Проективный учет и описание растительности. Бюл. Инст. луговых и болотных культур, 1. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-ботаническое обследование земель. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, Н. Чижиков, Н. А. Антипов. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Розенберг Г. С. (1976). Об одном несложном методе уточнения факториальной дисперсии в однофакторном дисперсионном комплексе. В кн.: Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа. — Розенберг Г. С., Б. М. Миркин. (1978). Эволюция и сравнение ординационных техник. В кн.: Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. Уфа. — Романовский В. И. (1936). Обобщение системы кривых Пирсона. Труды Ср.-Азиат. гос. унив., сер. V-а, матем., 15. — Austin M. P. (1976). On non-linear species response models in ordination. Vegetatio, 33, 1. — Beals E. W. (1969). Vegetational change along altitudinal gradients. Science, 165, 3897. — Dale M. B. (1975). On objectives of methods of ordination. Vegetatio, 30, 1. — Ellenberg H. (1950). Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. 1. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. — Ellenberg H. (1974). Zeigerwert der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scripta geobotanica. Bd. 9. — Gauch H. G., G. B. Chase. (1974). Fitting the Gaussian curve to ecological data. Ecology, 55, 6. — Gauch H. G., G. B. Chase, R. H. Whittaker. (1974). Ordination of vegetation samples by Gaussian species distributions. Ecology, 55, 6. — Gauch H. G., R. H. Whittaker. (1972). Coenocline simulation. Ecology, 53, 3. — Hundt R. (1966). Ökologisch-geobotanische Untersuchungen auf Pflanzen der Mitteleuropäischen Wiesen Vegetation. — Ihm P., H. van Groenewoud. (1975). A multivariate ordering of vegetation data based on Gaussian type gradient response curves. J. Ecol., 63, 3. — Noy-Meir I., R. H. Whittaker. (1977). Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. Vegetatio, 33, 2—3. — Orloci L. (1975). Multivariate Analysis in Vegetation Research. — Whittaker R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev., 42, 2. — Whittaker R. H. (1972). Evalution and measurement of species diversity. Taxon, 21, 2—3. — Whittaker R. H. (1973a). Direct gradient analysis: techniques. In: Handbook of vegetation science. Part 5. Ordination and classification of vegetation. — Whittaker R. H. (1973б). Direct gradient analysis: results. In: Handbook of vegetation science. Part 5. Ordination and classification of vegetation. — Whittaker R. H. (1975). Communities and Ecosystems. — Whittaker R. H., H. G. Gauch. (1973). Evalution of ordination techniques. In: Handbook of vegetation science. Part 5. Ordination and classification of vegetation.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 31 I 1978

УДК (018) : 582.262.2

А. Ф. Лукницкая, Г. М. Мордвинцева

К МЕТОДИКЕ ВЫДЕЛЕНИЯ КЛОНАЛЬНЫХ КУЛЬТУР ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (ПОР. *DESMIDIALES*)

A. F. LUKNITSKAYA, G. M. MORDVINTSEVA. ON THE TECHNIQUE OF ISOLATION OF CLONAL CULTURES OF ALGAE FROM THE ORDER *DESMIDIALES*

Описывается методика выделения клональных культур десмидиевых водорослей, относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Micrasterias* и др., собранных в природных условиях.

Для изучения морфологической изменчивости десмидиевых водорослей, их таксономии, а также для исследования возможности индуцирования у них полового процесса и получения зигоспор, которые играют определенную положительную роль при разграничении таксонов десмидиевых водорослей, очень важно иметь клональные культуры этих водорослей. Необходимость иметь клональный материал вызывается еще и тем, что, как известно, среди десмидиевых водорослей имеются гомо- и гетероталличные виды и разновидности.

Обычно свежий материал рекомендуется собирать в солнечную погоду. Здесь же, на месте пробы по возможности просматриваются и при наличии клеток десмидиевых водорослей высеваются на жидкую питательную среду «soil-water», предложенную Старром (Starr, 1956), или среду Вариса (Waris, 1953).

Лучше выделять клоны водорослей в лаборатории из свежих проб, только что собранных в природных условиях, однако чаще всего в полевых условиях пробы десмидиевых водорослей приходится держать на искусственном питательном растворе до возвращения из экспедиции в лабораторию.

Порядок выделения клеток следующий:

а) если материал обильный, то из него берется капля на покровное стекло, просматривается под бинокуляром, с помощью препаровальных игл от других водорослей, в том числе и десмидиевых, отделяется нужный экземпляр, чтобы на стекле осталась только одна клетка того вида, который выделяется, затем покровное стекло накладывается на агар каплей вниз. Тушью отмечается место, где находится десмидиевая водоросль;

б) чаще получается так, что не всегда в поле зрения микроскопа попадаются десмидиевые водоросли, т. е. материал не обилен. В этом случае проба выливается в чашку Петри и под бинокуляром устанавливается частота встречаемости десмидиевых водорослей. Затем с помощью микрокапилляра отбирается под бинокуляром нужная клетка и переносится на агар в стерильную чашку Петри; сверху выделенная клетка прикрывается стерильным покровным стеклом. В одну чашку Петри можно посеять таким образом до 5—7 клеток. Удобнее для этих целей использовать маленькие чашки Петри диаметром 50 мм;

в) далее в зависимости от чистоты растущего материала делают следующее. Если клеток после деления в чашке Петри на агаре стало 10 и более и они не заражены другими водорослями и грибами, то их можно пересеять в пробирку с небольшим количеством жидкой питательной среды. Для этого тонкой иглой вырезается кусочек агара и опускается в пробирку со стерильной жидкой средой. Недели через 2—4 полученный клон водоросли насчитывает обычно около 100 и более клеток в зависимости от видовой принадлежности водоросли. Если материал, выращенный на агаре, оказывается все же зараженным другими водорослями и грибами, то его необходимо попытаться освободить от них еще раз. Для этого водоросли на кусочке агара, вырезанном из чашки Петри, следует перенести в каплю питательного раствора, промыть и поместить одну из клеток десмидиевых водорослей в каплю питательной среды на приготовленное стерильное покровное стекло и положить на агар каплей вниз. Если в первый раз хорошо очистить каплю от других водорослей, то можно избежать дополнительных пересевов и чисток.

В большинстве случаев чистый клон получается сразу. Наблюдения можно проводить и над клонами, насчитывающими 50—100 клеток, не добиваясь еще получения целой популяции.

В настоящее время коллекция десмидиевых водорослей в лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР насчитывает около 50 штаммов, относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Micrasterias*, *Euastrum*, *Staurastrum*, *Pleurotaenium*, и в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР — около 40 штаммов, относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum*.

ЛИТЕРАТУРА

Starr R. C. (1956). Culture collection of algae at Indiana University. Lloydia, 19, 3. — Waris H. (1953). The significance for Algae of chelating substances in the nutrient solutions. Physiol. plantarum, 6, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 24 X 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 (470.23)

Е. Н. Немирович-Данченко

ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ ПИОНОВ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ ЛЕНИНГРАДА

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO. FLOWERING AND POLLINATION OF PEONIES INTRODUCED IN LENINGRAD DISTRICT

Исследовано цветение и опыление 7 травянистых и 2 кустарниковых видов рода *Paeonia*. Показана разновременность вскрывания пыльников и созревания рылец у всех травянистых пионов и одного кустарникового (*P. delavayi*). Эти виды имеют нектарник, состоящий из валика вокруг гинецея и межтычиночной ткани. Теплая погода влияет на интенсивность нектаровыделения и способствует перекрестному опылению; при неблагоприятных условиях происходит самоопыление. В цветках кустарникового пиона (*P. suffruticosa*) нектарник отличается по форме и структуре; секреция нектара не обнаружена.

В коллекции растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) род *Paeonia* L. представлен дальневосточными, средиземноморскими, кавказскими и другими видами. Все эти пионы являются интродуцентами, однако прекрасно развиваются, цветут и плодоносят.

Пионы — очень интересный род, выделенный в самостоятельное семейство *Paeoniaceae* Rudolphi и порядок *Paeoniales* Nakai (Тахтаджян, 1966). Его представители сочетают признаки, весьма разнообразные по своему эволюционному уровню, и вызывают поэтому интерес ботаников (Яковлев, Иоффе, 1957; Кемулария-Натадзе, 1961; Hiepko, 1965; Барыкина и др., 1976; Успенская, 1976, и др.). Тем не менее многие стороны развития, строения и жизни пионов еще слабо изучены. Особенно мало данных о биологии их цветения. Материалы, о которых здесь сообщается, отчасти восполнят этот пробел. Следует, однако, принять во внимание, что результаты получены на растениях-интродуцентах.

Материал и методика

Были исследованы следующие виды рода *Paeonia* L.: *P. suffruticosa* Andr., *P. delavayi* Franch. из секции *Moutan*; *P. mascula* (L.) Mill., *P. taurica* Andr., *P. lactiflora* Pall., *P. peregrina* Mill., *P. tenuifolia* L., *P. anomala* L., *P. veitchii* Lynch. из секции *Paeon* (классификация по: Stern, 1946).

Наиболее детальные исследования проведены на *P. anomala*, для которого даны подробные описания. Менее полные сведения по остальным видам (часть из них представлена в коллекции единичными экземплярами) сообщаются по сравнению с данными о *P. anomala*.

Всего изучено 486 цветков, из них 138 принадлежат *P. anomala*. Прослеживалась последовательность раскрывания цветка, отмечались начало и максимальное пыление пыльников, особенности вскрывания пыльцевых мешков, состояние пыльцы, степень готовности рыльца воспринимать пыльцу. Последний признак выявлялся при окрашивании рылец разного возраста 1% раствором $KMnO_4$ (Robinsohn, 1924). Изучены топография

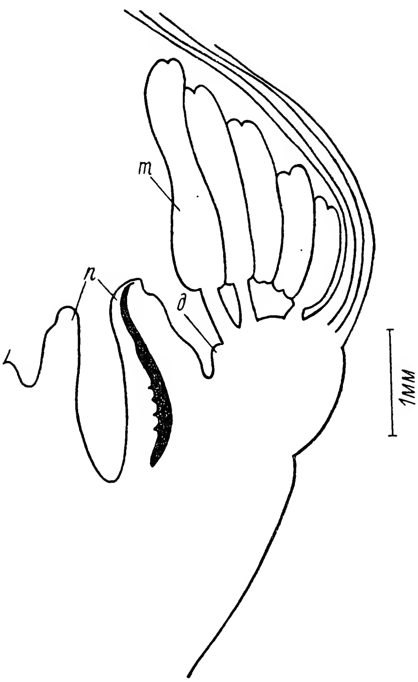


Рис. 1. Бутон *P. anomala* (продольный срез, схема).

п — плодолистики, *д* — зачаток нектарного диска, *т* — тычинки.

нектарников, их функционирование в течение суток, особенности опыления цветков.

Рисунки выполнены с рисовальным аппаратом Аббе.

Результаты

Формирование генеративных почек длится у *P. anomala* три года (Шулькина, 1970). В год цветения ранней весной на цветоносном побеге можно заметить бутон длиной 6—8 мм, в котором сформированы все части цветка. Особенность бутона в этой стадии — бокаловидная форма цветоложа и хорошо выраженный первичный валик андроцея с расположенными на нем тычинками, развивающимися в центробежной последовательности (Schöffel, 1932). По данным М. С. Яковлева и М. Д. Иоффе (1965), тычинки закладываются еще с осени. Между андроцейным валиком и плодолистиками обнаруживается небольшое выпячивание — зачаток будущего нектарного диска (рис. 1). Его считают либо производным цветоложа (Brown, 1938, Hiepko, 1966), либо — тычиночного валика (Eames, 1961), либо цветочной трубки и рудиментов внутренних тычинок (Карташова, 1962).

Во второй половине апреля внутри плодолистиков закладываются семязачатки (Яковлев, Иоффе, 1965). В течение апреля—мая бутоны быстро увеличиваются, достигая в длину 15—18 мм. Цветоложе в них становится почти плоским, зародышевый мешок полностью развит, в пыльниках имеется одноядерная пыльца. Первые цветки раскрываются в конце мая.

В бутонах длиной 25—35 мм чашелистики раздвигаются, приоткрывая венчик: бутон «набухает». Это состояние наступает за сутки до полного раскрывания цветка. Ранним утром следующего дня чашелистики расходятся еще больше, цветок принимает бокаловидную форму, но лепестки сомкнуты, свободного входа внутрь цветка нет. С 8 ч венчик постепенно открывается вплоть до полного раскрытия к 10 ч в теплые дни и к 11—12 ч в прохладные; тотчас обнаруживается пыление пыльников, содержащих зрелую, уже двухклеточную пыльцу. У *P. anomala* первыми вскрываются пыльцевые мешки внутренних (морфологически верхних) тычинок, т. е. центробежная последовательность сохраняется и при пылении. Тычинки наружного круга (более молодые) начинают пылить лишь через сутки. Вскрывание пыльников начинается с появления небольшой трещины в верхней части пыльника и лишь к 14—17 ч пыльники полностью раскрываются, слегка закручиваясь по спирали (рис. 2, *A*). У кустарниковых пионов *P. suffruticosa* и *P. delavayi* при вскрывании пыльников пыльцевые мешки также закручиваются, делая иногда два полных витка спирали (рис. 2, *Б*).

Поверхность рылец, воспринимающую пыльцу, относят у пионов к группе «влажных» (Heslop-Harrison, Shivanna, 1977). Однако при открывании цветка рыльце совершенно сухое. Пыльца, обильно обсыпающая его, легко сдувается и смывается. Это связано с тем, что еще не функционируют железистые волоски воспринимающей поверхности рылец

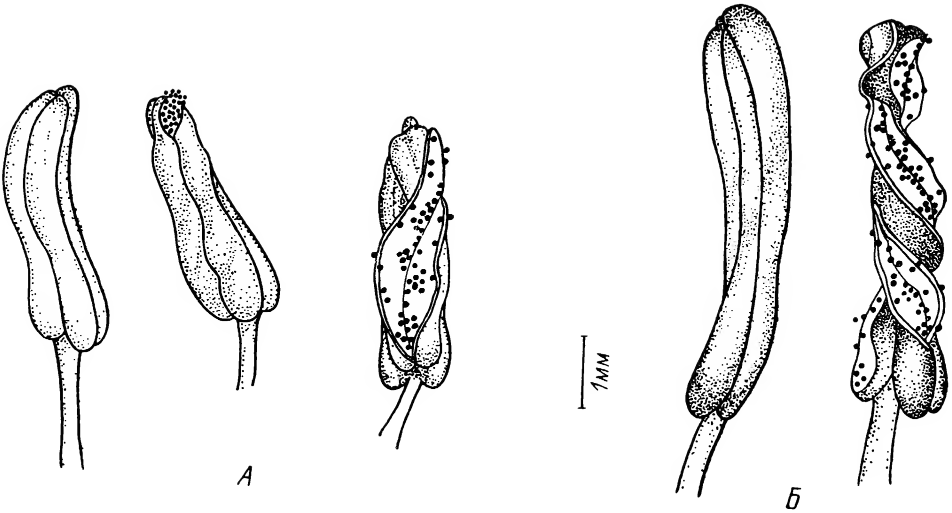


Рис. 2. Раскрывание пыльцевых мешков у *P. anomala* (*А*) и *P. delavayi* (*Б*).

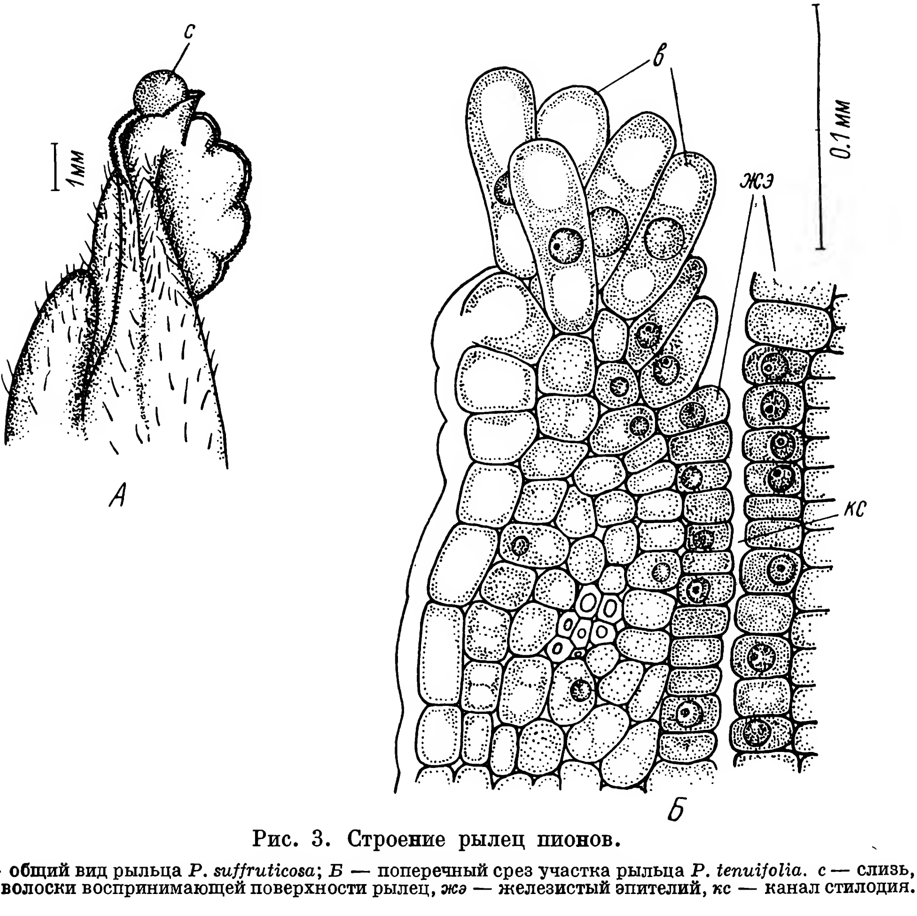


Рис. 3. Строение рылец пионов.

А — общий вид рыльца *P. suffruticosa*; *Б* — поперечный срез участка рыльца *P. tenuifolia*. *с* — слизь, *в* — волоски воспринимающей поверхности рылец, *жэ* — железистый эпителий, *кс* — канал стилодия.

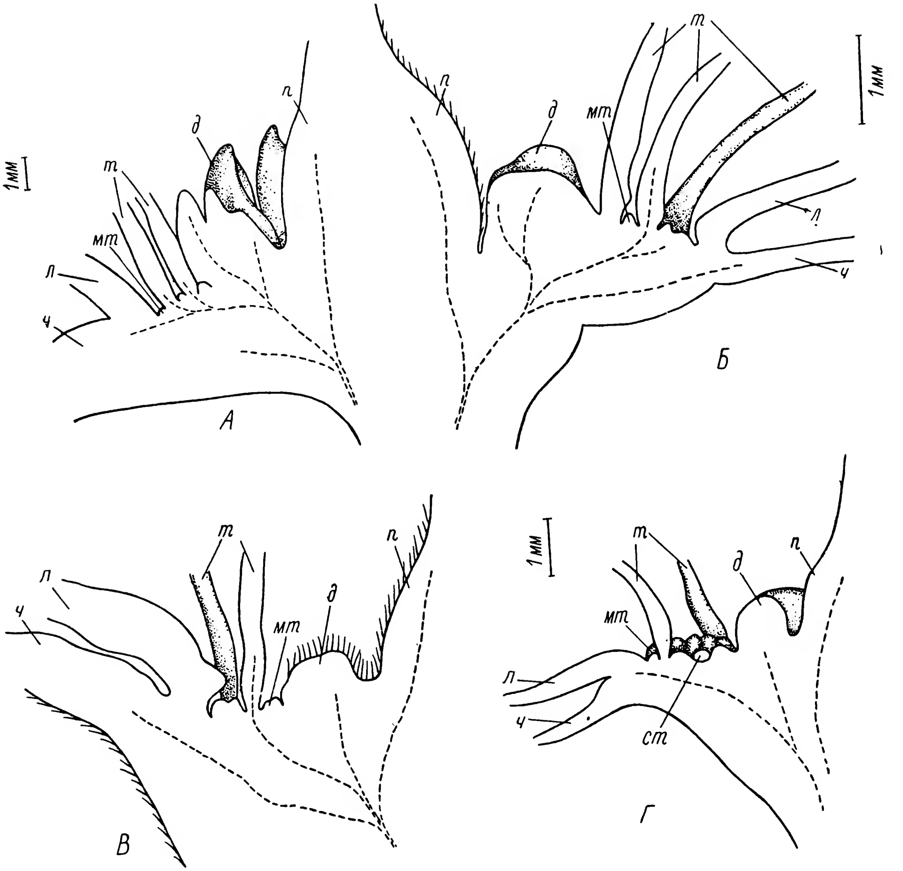


Рис. 4. Топография нектарников в цветках пионов (продольный срез, схема).

А — *P. lactiflora*, *Б* — *P. anomala*, *В* — *P. mascula*, *Г* — *P. taurica*. *мт* — межтычиночная ткань, *л* — лепестки, *ч* — чашелистики, *ст* — след отрезанной тычинки; остальные обозначения, как на рис. 1.

и клетки железистого эпителия, выстилающие внутреннюю поверхность канала стилодия (рис. 3, *Б*). Начало выделения слизи железистыми клетками отмечено в 14—15 ч; тогда же выявляется окрашивание отдельных участков рыльца, на которых прочно удерживается пыльца. Полное созревание рылец наступает лишь через сутки после открывания цветка. К этому времени пыльники верхних тычинок подсыхают, а нижние вскрываются; однако самые наружные тычинки (наиболее молодые) часто вообще не пылят, и пыльники подсыхают, не вскрываясь. Интересно отметить, что при неблагоприятных для опыления условиях наблюдается наиболее обильное выделение слизи на рыльцах. У *P. suffruticosa* слизь выделяется даже через 3—5 дней после опадения лепестков (рис. 3, *А*).

В открывающемся цветке имеется полностью сформированный нектарный диск, расположенный между андроцеем и гинецеем, окружая последний. Главные черты строения диска сходны у всех видов; различия касаются высоты, степени расчленения и опушенности. Так, у *P. lactiflora* и *P. anomala* диск не образует сплошного валика, а составлен 10—15 лопастями, причем у *P. lactiflora* лопасти высокие (3—4 мм), узкие, а у *P. anomala*, напротив, они плоские, всего 1—1.2 мм высоты, бесформенные или подушковидные, разделенные друг от друга 1—3 тычинками (рис. 4, *А*, *Б*). Сплошным невысоким плоским валиком — не более 1 мм высотой — представлен диск у *P. tenuifolia*, *P. peregrina*, *P. mascula*. У *P. mascula* внутреннюю и верхнюю поверхности валика довольно густо покрывают волоски, подобные волоскам, опушающим плодолистики (рис. 4, *В*). Диск *P. tenuifolia* имеет волоски только на внутренней, граничащей с плодолистиками поверхности; у *P. peregrina* — редкие волоски по наружному краю диска, на границе его с тычинками. В некоторых цветках *P. tenuifolia* ткань, образующая диск, разрастается наиболее сильно в промежутках между плодолистиками, чередуясь с ними, и в этом случае нет резкой границы между диском и плодолистиком. В единичных цветках *P. anomala* замечено слабое опушение на внутренней стороне диска, пограничной с плодолистиками. Почти сплошное голое нектарниковое кольцо можно видеть у *P. veitchii* и *P. taurica*, оно состоит из 3—4 крупных лопастей, разделенных 2—3 тычинками (рис. 4, *Г*).

Нектарниковый диск *P. delavayi* по морфологии не отличается от такового у *P. lactiflora*: он образован высокими лопастями.

У *P. suffruticosa* характер диска совершенно иной и по форме и по текстуре: это высокий, пленчато-кожистый вырост с тонкими ребристыми лопастями, которые в бутоне перед раскрыванием цветка закрывают весь гинецей, а в раскрывшемся цветке над его верхушкой видны лишь рыльца. Уже к концу первого дня цветения верхняя часть лопастей диска начинает подсыхать и вокруг плодолистиков остается бахромчатый жесткий «воротничок». У всех видов между тычинками обнаружена более или менее развитая ткань в виде небольших припухлостей — наростов, отличающихся по цвету и структуре и от основной ткани цветоложа, и от диска (рис. 4, *А—Г*). Межтычиночная ткань почти не выражена у *P. suffruticosa*. Таким образом, нектарник состоит из двух частей: диска и межтычиночной ткани, выстилающей цветоложе.

Все исследованные виды травянистых пионов выделяют нектар. Наибольшее количество нектара в цветках *P. lactiflora*, затем (в убывающей последовательности) у *P. tenuifolia*, *P. veitchii*, *P. taurica*, *P. peregrina*, *P. mascula*. Цветки травянистых пионов охотно посещаются насекомыми — муравьями, трипсами, шмелями и пчелами, особенно в теплые дни. На только что открывшихся цветках *P. anomala* пчелы работают очень аккуратно, подряд перебирая внутренние тычинки одну за другой, набирая полные голени «обножки». Трудно сказать, собирают ли пчелы и шмели нектар у *P. anomala*: в условиях Ленинграда у этого вида нектар выделяется лишь в 30% цветков в очень незначительных, «следовых» количествах. Цветки *P. tenuifolia* охотнее посещают шмели, чем пчелы. Так, за 7 мин один шмель посетил 11 цветков на двух соседних кустах, собирая пыльцу и нектар. Для сбора нектара шмель забирался в глубь цветка, проникая между плодолистиками и тычинками к нектарнику. Наибольшее количество пчел и шмелей прилетало на цветки *P. lactiflora*. Несколько меньше их было на *P. taurica*, *P. veitchii*, *P. peregrina*. Совершенно не посещали эти насекомые цветки *P. mascula*, где было большое количество муравьев.

Среди кустарниковых видов пионов нектар интенсивно выделяется цветками *P. delavayi*. Из исследованных 8 цветков все имели так много нектара, что он поднимался между тычиночными нитями на всю их длину и плодолистики на $^1/_3$ высоты находились во влажной сладкой среде. Ни в одном цветке другого кустарникового вида (*P. suffruticosa*) нектар не обнаружен. Шмели, пчелы, крупные мухи часто прилетают к его цветкам, имеющим очень сильный запах, но тотчас улетают прочь; не было случая, чтобы насекомые собирали пыльцу. Цветки *P. delavayi* также насекомыми не посещаются.

Обсуждение результатов

Опыление цветков пионов исследовали Кнут (Knuth, 1898) и Верт (Werth, 1941). Кнут называет цветки пионов протогиничными, но ставит при этом знак вопроса. Верт отрицает данные Кнута и пишет о гомогамии у *P. anomala* и *P. delavayi* и даже о неизбежности самоопыления в начале цветения. К сожалению, автор не указывает, на каком основании делается вывод о гомогамии и самоопылении. Сообщенные здесь факты о состоянии частей цветка пионов во время цветения свидетельствует о разновременном созревании рылец и пылении пыльников, и, следовательно, можно говорить о протерандрии. Мы определяли состояние рыльца и готовность его к восприятию пыльцы методикой Робинсона, которая достаточно проверена и не вызывает сомнений (Козо-Полянский, 1951; Карташова, 1965). По нашим данным, цветки пионов являются перекрестно опыляющимися. Помимо протерандрии, в цветке имеются другие приспособления к перекрестному опылению: пыльца и нектар, привлекающие насекомых. На всех видах травянистых пионов четко прослежена работа насекомых по сбору пыльцы, которой только в одном цветке образуется 3.6 млн зерен (Kugler, 1955). При благоприятных погодных условиях не меньшую роль играет нектар, хотя не у всех видов удалось наблюдать проникновение насекомых к нектарнику. В литературе данные об опылении пионов немногочисленны.

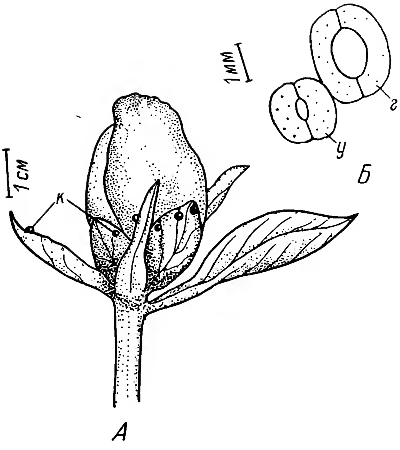
Верт (Werth, 1941) наблюдал на цветках *P. anomala* муравьев и мелких жуков, один раз видел пчелу. Автор не указывает, на каком количестве цветков проведены наблюдения. Яковлев и Иоффе (1957), изучая эмбриогенез пионов, отмечают посещение цветков жуками, муравьями и другими насекомыми. Однако, несмотря на это, опыление совершается, по мнению авторов, недостаточно полно, так как процент завязываемости семян равен 35—70. Следует обратить особое внимание на тот факт, что для многих видов рода *Paeonia* характерно наличие в плодах недоразвитых семян, которые, часто приобретая яркую окраску, играют роль в привлечении птиц, распространяющих семена (Pijl, 1969). Если сопоставить этот признак с указанием Яковлева и Иоффе (1965) на присутствие у *P. anomala* семяпочек, в которых не развивается ни одного зародышевого мешка, то становится понятным, что наличие недоразвитых семян нельзя объяснить только неполноценностью опыления; можно предположить, что этот признак генотипический. Вместе с тем у некоторых видов контрастным фоном для семян служат чашелистики, приобретающие к моменту вскрывания плодов малиновую окраску различной интенсивности. Особенно ярко окрашиваются чашелистики у *P. veitchii*, и весь плодоносящий куст выглядит «цветущим».

По нашим данным, при интродукции пионов в условиях Ленинграда основными опылителями являются шмели и пчелы, которых привлекает нектар или пыльца, или то и другое вместе. Пчелы и шмели садятся в цветке прежде всего на рыльца, затем переползают на тычинки и, наконец, к нектарнику. Единичные муравьи и трипсы вряд ли способны осуществить перекрестное опыление; более вероятна их роль в самоопылении. Только у *P. mascula* в цветках было очень много муравьев (в одном цветке находилось одновременно 22 муравья) и не наблюдалось других насекомых. Муравьи питались нектаром и вели себя в цветке довольно активно. На цветках кустарниковых пионов днем насекомые не встречались, а в ночное время наблюдения не проводились. В литературе есть единственное упоминание, что Дельпино наблюдал на *P. moutan* жуков, «облизывающих» мясистый диск в основании завязи (Knuth, 1898). Последняя деталь заставляет предположить, что Дельпино исследовал не *P. suffruticosa*, а *P. delavayi*. Большое количество нектара, висячее положение цветков с тускло-красными лепестками привело Верта к мысли об опылении цветков *P. delavayi* птицами. Распространение вида в горах юго-восточного Китая, где обитают птицы, опыляющие цветки других растений, также говорит об его орнитофилии (Werth, 1941). О биологии цветения кустарниковых пионов на родине данных нет.

Итак, цветки пионов приспособлены для перекрестного опыления. Однако не исключается и возможность самоопыления: при изоляции бутонов плоды хотя и развивались значительно медленнее, чем при свободном опылении, но имели по 1—3 семени в листовке. Следовательно, у пионов самоопыление возможно, но предпочтение отдается всегда чужой пыльце. При этом чужая пыльца может получить преимущества, даже если она попала на рыльце позднее, чем собственные «автогамные» пыльцевые зерна (Первухина, 1970). Теплая солнечная погода влияет на продолжительность и интенсивность нектаровыделения, повышает активность

Рис. 5. Бутон *P. mascula*.

А — общий вид бутона с каплями (*к*) нектара, выделяющегося гидатодами; *Б* — гидатода (*г*) и устьице (*у*).



насекомых и способствует перекрестному опылению: при низких температурах возможность перекрестного опыления уменьшается и происходит самоопыление. У пионов самоопыление может производиться с помощью насекомых; пыльца попадает на рыльца также и при колебании цветков ветром. В поникших цветках пыльца высыпается прямо на рыльца. Заметим, что неопыленные цветки цветут 5—6 дней вместо обычных 2—4 и поникают, что способствует самоопылению. В таких цветках рыльца долго сохраняются влажными, и даже на 10-й день после изоляции кастрированных бутонов на рыльцах выделяется слизь.

Наличие диска, железистого или стаминального кольца у пионов описано многими ботаниками (Карташова, 1962; Hiepko, 1966). Однако большинство из них сомневаются в секреторной функции диска. О выделении нектара у *P. anomala* пишет Верт (Werth, 1941). М. М. Глухов (1955) и Н. Н. Карташова (1962, 1965) называют среди нектароносных растений *P. lactiflora* и *P. anomala*. Но, с другой стороны, Хипко (Hiepko, 1966), изучая 12 видов травянистых пионов, среди которых были и упомянутые выше виды, не обнаружил нектара ни в цветках, интродуцированных в Далемском саду (Зап. Берлин), ни в естественных условиях произрастания. Автор отмечает, что у травянистых видов диск вообще большей частью не заметен, а межтычиночная ткань слабо выражена. Карташова исследовала строение нектарника и нектаровыделение в естественных условиях произрастания *P. anomala*: по рисунку и описанию видно, что диск и межтычиночная ткань выражены достаточно четко. По нашим данным, диск хорошо выражен у 7 видов травянистых пионов при интродукции их далеко за пределами ареала. У всех видов в той или иной степени происходит выделение нектара; в теплую погоду оно максимально. Капли нектара можно было видеть как на диске (*P. lactiflora*, *P. mascula*, *P. tenuifolia*, *P. veitchii*), так и на ткани между тычинками (*P. tenuifolia*, *P. peregrina*, *P. anomala*). У *P. lactiflora* отчетливо видна приуроченность капель нектара к устьицам, которых очень много в покровной ткани диска. Эти устьица напоминают гидатоды, расположенные на чашелистиках пионов и выделяющие нектар.

Выделение нектара на чашелистиках пионов наблюдали Циммерман (Zimmermann, 1932), Хипко (Hiepko, 1966) и др. Циммерман относит желёзки на чашелистиках к экстрафлоральным нектарникам наиболее примитивного типа. Он пишет, что нектар выделяется устьицами, густо сидящими вдоль трахеид по краю чашелистиков. Мелкие и крупные (до 4—5 мм) капли сахаристой жидкости наблюдались нами у *P. anomala*, *P. mascula* (рис. 5, *А*), *P. tenuifolia*, *P. taurica* на бутонах различной величины. В любую погоду на таких бутонах много муравьев. Если снять фильтровальной бумагой капли с чашелистиков, то спустя некоторое время они появятся вновь. Следует уточнить, что нектар выделяется крупными, почти круглыми гидатодами с широко открытой щелью; по форме и размерам они хорошо отличаются от обычных устьиц, расположенных по соседству (рис. 5, *Б*).

Хипко отрицает возможность функционирования диска пионов как нектарной железы. Изучая развитие и строение цветков *P. delavayi*, он установил, что нектар выделяется проводящими пучками, которые первоначально закладывались для снабжения отдельных тычинок. Затем зачатки тычинок были подавлены и сжаты при сильном разрастании тканей основания диска, а пучок сохранил свою функцию и из него выделялся флоэмный сок. Нектар является, по Хипко, продуктом деятельности проводящего пучка, а не дисковой ткани. Вывод, сделанный при исследовании цветков *P. delavayi*, автор распространяет и на травянистые виды, подтверждая это ссылкой на не типичное для нектарников строение ткани диска, имеющей характер аэренхимы. (Как правило, основная масса нектарника образована мелкоклеточной тканью). Однако А. Е. Васильев (1977) приводит диск пиона как пример наиболее просто устроенного нектарника, включающего систему межклетников, простирающихся от флоэмной паренхимы до видоизмененных устьиц. У *P. anomala* проводящие пучки (рис. 4, *Б*), снабжающие нектарник, пронизывают всю ткань, заканчиваясь за 4—5 рядов клеток до эпидермы. Следовательно, у травянистых пионов диск работает как настоящая нектаровыделяющая железа.

В число примитивных признаков рода *Paeonia* нужно добавить и нектарный диск. При интродукции пионов в условиях Ленинграда нектарный диск ряда видов имеет опушение. Хипко особенно подчеркивает, что диск всегда является голым, даже у форм с опушенными карпелями, и приводит лишь единичный случай волосков у диска *P. lactiflora* Pall. var. *trichocarpa* (Bunge) F. C. Stern (Hiepko, 1966). Варьирование степени опушения, возможно, объясняется условиями произрастания.

От конкретных погодных условий зависят длительность цветения, нектаровыделения и способ опыления цветков пионов.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П., Т. А. Гуланян, Т. В. Клычкова. (1976). Онтоморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L. I. *P. tenuifolia* L. Вестн. МГУ, 2. — Васильев А. Е. (1977). Функциональная морфология секреторных клеток растений. — Глухов М. М. (1955). Медоносные растения. — Карташова Н. Н. (1962). К вопросу о природе нектарников цветка *Paeonia*. Тр. БИН АН СССР, 7, 5. — Карташова Н. Н. (1965). Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. — Кемулария-Натадзе Л. М. (1961). Кавказские представители рода *Paeonia* L. Тр. Тбил. бот. инст., 21. — Козо-Полянский Б. М. (1951). Опыление лекарственной лобелии. — Тр. Воронежск. гос. унив., 21. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Успенская М. С. (1976). О происхождении видов рода *Paeonia* L. Мат. V Моск. совещ. по филогении растений. — Шулькина Т. В. (1970). Биология некоторых травянистых интродуцентов в Ленинграде. Тр. БИН АН СССР, 6, 10. — Яковлев М. С., М. Д. Иоффе. (1957). Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* L. Бот. ж., 42, 10. — Яковлев М. С., М. Д. Иоффе. (1965). Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* L. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосемянных растений. Л. — Brown W. H. (1938). The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. Proc. Amer. Phil. Soc., 79, 4. — Eames A. S. (1961). Morphology of the angiosperms. — Heslop-Harrison Y., K. R. Shivanna. (1977). The receptive surface of the angiosperm stigma. Ann. bot., 41. — Hiepko P. (1965). Das zentrifugale Androceum der *Paeoniaceae*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 77, 8. — Hiepko P. (1966). Zur Morphologie, Anatomie und Funktion des Diskus der *Paeoniaceae*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 79, 5. — Knuth P. (1898). Handbuch der Blütenbiologie. — Kugler H. (1955). Einführung in die Blütenökologie. — Pijl L. van der. (1969). Principles of dispersal in higher plants. — Robinsohn I. (1924). Die Färbungsreaktion der Narben, Stigmatochromie, als morphobiologische Blütenuntersuchungsmethode. Sitzungsber., 1, 133, 1—10. — Schöffel K. (1932). Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. Planta, 17, 2. — Stern F. C. (1946). A study of the genus *Paeonia*. — Werth E. (1941). Die Blütennektarien der Ranunculaceen und ihre phylogenetische Bedeutung. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 59, 6. — Zimmermann I. G. (1932). Über die extrafloralen Nectarien der Angiospermen. Beih. Bot. Cbl., 49, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 I 1978.

УДК 581.47 : 58 (571.511)

Е. А. Ходачек

О ПЛОДОНОШЕНИИ АРКТИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ (ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)

E. A. KHODACHEK. ON THE FRUITING OF ARCTIC PLANTS (WESTERN TAIMYR)

Описываются особенности процессов плодоношения и обсеменения у 45 видов растений подзоны типичных тундр. Выделены группы по скорости прохождения основных генеративных фаз цветения, плодоношения и обсеменения. Прослежена зависимость между длительностью этих фаз и биологическими особенностями видов, а также экологическими и погодными условиями.

Судьба отдельных видов и сообщества в целом в большой степени зависит от особенностей размножения, в том числе семенного. Одним из основных этапов семенного размножения является плодоношение. Успех семенного размножения определяется характером плодоношения — его продолжительностью, темпами прохождения в сезонном развитии растений, способом диссеминации, семенной продуктивностью. В зависимости от уровня семенной продуктивности, качества семян, скорости созревания, осыпания семян и их прорастания создается та или иная возможность для возобновления вида в ценозе.

В арктических условиях репродуктивный процесс имеет свои особенности. Широко распространены автогамия и гейтеногамия, апомиксис, гомогамия и обоеполость, число двудомных и дихогамных видов незначительно. Нормальное развитие плодов и созревание семян обеспечиваются пластичной организацией цветка, лабильностью способов опыления, способностью плодов созревать при низких температурах. В тундровой зоне процессы семенного размножения весьма мало исследованы, поэтому их изучение представляет особый интерес.

Первые исследователи Арктики (Миддендорф, 1860—1867; Kjellman, 1885; Nathorst, 1885; Warming, 1885, 1886; Lindman, 1887; Ekstam, 1897, 1898; Andersson, 1900; Cleve, 1901; Hoeg, 1932; Gelting, 1934, и др.), изучая биологию тундровых растений, наблюдали за плодоношением. Но эти наблюдения не носили систематического характера, и число их было недостаточно. Большинство ученых отмечали способность арктических растений регулярно плодоносить и производить зрелые семена за короткие сроки. Некоторые же из них считали, что семена тундровых растений не вызревают (Baer, 1838; Holm, 1885).

Позднее вопрос о сроках и длительности созревания затрагивается в фенологических исследованиях (Зубков, 1934, 1935; Дубровский, 1937; Bliss, 1956, 1966; Деева, 1976), в исследованиях по прорастанию семян (Sørensen, 1941; Стешенко, 1966), по биологии цветения и плодоношения арктических растений (Шамурин, 1969; Кузнецова, 1970; Ходачек, 1970, 1973, 1974; Шамурин, Тихменев, 1971; Кайгородова, 1972; Eurola, 1972; Тихменев, 1973, 1974; Полозова, 1977). Сроки созревания плодов и семян почти для 200 видов альпийских и арктических растений приведены в работе Н. Сейренки (Söyrinki, 1938—1939). Этот же автор в более поздней работе (Söyrinki, 1954) сравнивает периоды созревания семян у ранне- и позднецветущих видов. Созреванию плодов у растений Чукотского полуострова посвящена работа В. А. Гаврилюка (1961). В статье приводятся продолжительность периода плодоношения 16 видов и соотношения между длительностью этого периода и вегетацией. Большинство видов, по мнению автора, приносит зрелые плоды до наступления зимы. По наблюдениям Н. Г. Солоневич (1970), созревание семян у многих травянистых растений в сообществах восточноевропейской лесотундры заканчивается к середине вегетационного периода. Только у *Betula nana* и кустарничков оно продолжается до середины августа. Л. Блисс (Bliss, 1956) отметил, что у растений Северной Аляски плоды созревают в течение 10—12 дней.

Таким образом, специальных исследований по плодоношению арктических растений немного. Чаще всего это отдельные высказывания во флористических, фенологических, антэкологических работах или в исследованиях по биологии тундровых растений.

Плодоношение арктических растений на п-ове Таймыр изучалось нами в связи с работами по семенному размножению. Семенное размножение тесно связано с особенностями цветения и плодоношения растений. В последнее время в литературе подчеркивается необходимость монографического изучения семенного размножения: от экологии цветения и опыления до семенного возобновления (Левина, 1969; Носова, 1972; Старшова, 1974, и др.). При изучении семенного размножения мы тоже затрагивали некоторые стороны цветения, опыления и плодоношения (сезонный ход цветения и плодоношения, продолжительность и темпы прохождения фазы плодоношения и фазы обсеменения, способы опыления и т. д.). Особенностям цветения арктических растений на п-ове Таймыр посвящены статьи Е. А. Ходачек (1969, 1973, 1974), Т. Г. Полозовой (1977), Т. Г. Полозовой, Н. М. Деевой (1978). В настоящей работе основное внимание уделено изучению продолжительности и темпов прохождения фаз плодоношения и обсеменения у наиболее распространенных растений (в том числе и доминантов).

Работа выполнена на Таймырском биогеоценологическом стационаре Ботанического института АН СССР, расположенном в пос. Тарея, на правом берегу р. Пясины (73° с. ш.), и представляет часть комплексного исследования биогеоценозов тундровой зоны.

В районе исследования, по данным метеостанции Усть-Тарея (в 30 км от поселка Тарея), в годовом цикле преобладают отрицательные температуры. Среднегодовая температура воздуха —13.4° С, средняя температура января —31°, июля +10°. Продолжительность периода с положительными среднесуточными температурами — 3.5 месяца (июнь, июль, август, сентябрь).

Среднегодовое количество осадков 297 мм. Максимум осадков выпадает в июле и августе (37—39 мм). Зимой преобладают юго-восточные ветры, летом — западные и северо-восточные. Среднегодовая скорость ветра — 5.7 м/с, в августе и в сентябре скорость ветра — 5.2—5.5 м/с. Снежный покров устанавливается в начале октября. Продолжительность устойчивого снежного покрова 8 месяцев. Таяние снега начинается в конце июня. Район находится в области сплошного распространения вечной мерзлоты. Максимальная глубина сезонного оттаивания 130—150, в среднем она колеблется около 50 см (Матвеева, 1971).

Наблюдения над семенным размножением проводились в течение трех сезонов 1967—1969 гг. В настоящей статье приводятся данные по продолжительности и темпам прохождения фаз плодоношения и обсеменения за 1968 и 1969 гг. Температурные условия 1968 г. оказались неблагоприятными для развития растений. Снег сошел только в начале июля. Среднемесячная температура воздуха в июле была ниже средней многолетней почти на 4° и составляла 5.7° С. Максимальная среднесуточная температура воздуха не поднималась выше +10° С. В августе средняя температура воздуха за месяц составляла 5.8°. Относительная влажность воздуха была 83%. 1969 г. был теплым и влажным, с ранней весной. Снег сошел в третьей декаде июня. Средняя температура воздуха за последнюю декаду июня составляла 6°. В июле средняя температура воздуха превышала среднюю многолетнюю на 3°, она составляла 13° С. Влажность воздуха в июле была 80%, осадков выпало значительное количество — 74 мм. В августе среднемесячная температура была 6.5°, относительная влажность воздуха составляла тоже 80%, осадки — около 50 мм. Большинство исследователей район р. Тареи относит к подзоне типичных тундр (Александрова, 1971; Матвеева и др., 1973).

Наблюдения проводились в пяти фитоценозах: дриадово-осоково-моховых пятнистой и бугорковой тундрах, болотно-тундровом полигональном комплексе, на полигональном болоте и в разнотравных группировках берегового склона р. Пясины. Продолжительность и темпы прохождения фаз плодоношения и обсеменения изучались у 45 видов (в том числе доминантов и содоминантов: *Dryas punctata*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix reptans*, *S. arctica*, *Luzula nivalis*, *L. confusa*) на специальных площадках. В пятнистой тундре были взяты две площадки по 5×1 м, в полигональном комплексе — две площадки по 6 м^2.[1] На валике болота площадка имела размер 2×1 м, через центральную часть полигона и канавку проходила площадка 7×1 м. В разнотравных группировках на ярах были заложены площадки в верхней, средней и нижней частях гребня размерами по 2 м^2. Через каждые пять дней подсчитывалось число плодоносящих и обсеменяющихся видов, а также количество побегов каждого вида, вступающих в эти фазы. На основе этих данных построены кривые, отражающие сезонную динамику плодоношения и обсеменения по методике, которую применяли многие исследователи (Сукачев, 1903; Алехин, 1928; Шенников, 1928; Кожевников, 1937; Шамурин, 1966) для графического изображения сезонной динамики цветения.

Сообщества, в которых проводилось изучение плодоношения и семенного размножения, наиболее распространены в растительном покрове и отражают основные особенности его структуры. Они были выбраны эталонами для комплексных стационарных биогеоценологических исследований. Из этих сообществ в наиболее благоприятных условиях находятся растения разнотравных группировок южных береговых склонов р. Пясины (больший приход тепла на единицу площади, легкий механический состав почв, глубокое протаивание мерзлоты, бóльшая продолжительность вегетационного периода). Цветение здесь начинается на 5—10 дней раньше, чем в других сообществах, но более растянуто (до 2 месяцев в теплые годы) вследствие большого разнообразия микроусловий. В остальных сообществах цветение продолжается около 1.5 месяца. Максимум цветущих видов наблюдается в середине июля (Ходачек, 1974; Деева, 1976). В холодные годы сроки цветения отодвигаются на 5—10 дней, а иногда даже на 15.

По срокам вступления в фазы плодоношения и обсеменения, характеру их протекания и продолжительности изученные сообщества существенно не различаются. В теплые годы плодоношение начинается в конце первой декады июля, продолжительность этой фазы — 55—60 дней. За начало плодоношения принимался момент заметного увеличения в размерах завязи. Опадение венчика не может считаться началом плодоношения, так как у большинства арктических растений венчик сохраняется долго, по крайней мере на первых этапах формирования плодов, а в некоторых случаях — до конца плодоношения. У отдельных видов венчик сохраняется свежим даже у сформировавшихся плодов. Концом плодоношения считался момент, когда у всех видов (и почти у всех особей этих видов в пределах наблюдаемой площадки) данного сообщества начали высыпаться семена. Под максимумом плодоношения понимается период наибольшего числа плодоносящих видов (или особей одного вида).

Продолжительность фаз плодоношения и обсеменения у отдельных видов

От сроков вступления в фазу плодоношения в значительной степени зависит успех процесса плодоношения, количественным выражением которого является семенная продуктивность. Продолжительность периода плодоношения вида определяется временем формирования отдельного плода, всех плодов на побеге, дружностью прохождения фазы плодоношения внутри популяции. На продолжительность фазы плодоношения влияют экологические и погодные условия в период завязывания и формирования плодов.

---

[1] При установлении размеров площадок ориентировались на доминантные виды. Исходили из положения, что число их генеративных побегов на площадках должно быть не менее 30. После заложения площадок число генеративных побегов на них у некоторых доминантных видов было 100—200, для большинства видов — 20—50, для единично встречающихся — 5—10.

Изученные виды в зависимости от продолжительности периода плодоношения можно разделить на три группы: быстросозревающие, медленносозревающие и растения с растянутым периодом созревания плодов. К первой группе относятся растения, период плодоношения которых равен 10—20 дням: *Alopecurus alpinus*, *Arnica iljinii*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Epilobium davuricum*, *Eritrichium villosum*, *Koeleria asiatica*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis hirsuta*, *Saxifraga punctata*, *Senecio atripurpureus*.

Вторую группу составляют растения с периодом плодоношения 21—35 дней: *Androsace septentrionalis*, *Arctagrostis latifolia*, *Cerastium maximum*, *Draba parvisiliquosa*, *D. pilosa*, *Dryas punctata*, *Festuca cryophila*, *Hierochloë pauciflora*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Minuartia arctica*, *Pedicularis verticillata*, *P. sudetica*, *Potentilla stipularis*, *Ranunculus borealis*, *R. nivalis*, *Salix polaris*, *S. reptans*, *S. arctica*.

В группу с растянутым периодом созревания плодов (36—50 дней) входят *Androsace bungeana*, *Astragalus subpolaris*, *Betula nana*, *Carex stans*, *Pachypleurum alpinum*, *Papaver pulvinatum*, *Polemonium boreale*, *Oxytropis adamsiana*, *O. middendorffii*, *Saxifraga spinulosa*.

Такое разделение показывает, что продолжительность периода плодоношения в значительной мере зависит от принадлежности вида к определенной систематической группе. Например, как правило, представители семейств *Boraginaceae* и *Compositae* относятся к первой группе. Ивы, большинство злаков, гвоздичные, лютиковые, розоцветные, представители родов *Draba*, *Luzula* входят во вторую группу, а бобовые — в третью.

Влияние погодных условий на продолжительность периода плодоношения выражается в том, что в холодные годы у большей части видов плоды не созревают, в этом случае длительность периода плодоношения определить невозможно.

Зависимость продолжительности периода плодоношения от экологических и фитоценотических условий будет показана нами ниже на примере *Dryas punctata*.

Обсеменение представляет собой начальный этап семенного возобновления растений. За начало обсеменения принимался момент появления первых раскрывшихся плодов (в случае раскрывающихся плодов) или момент опадения первых плодов или их частей — плодиков, эремов и т. д. — в случае нераскрывающихся ценокарпных и апокарпных плодов. Концом обсеменения считался момент опадения основной массы семян со всех побегов данного вида, произрастающих на учетной площадке. От характера обсеменения — его сроков, длительности, интенсивности и способов распространения семян (диссеминации) — в значительной степени зависит эффективность семенного размножения. Особенности протекания этого процесса у представителей разных таксономических групп отражаются на характере их семенного размножения.

Изученные виды отличаются по срокам вступления в фазу обсеменения, интенсивности и продолжительности ее прохождения. Рано обсеменяются раннецветущие виды с более или менее коротким периодом созревания плодов (*Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, некоторые представители рода *Draba*, а также *Eritrichium villosum* и *Epilobium davuricum*). У этих растений обсеменение происходит, как правило, в первой декаде августа.

Основная масса видов обсеменяется в течение второй и третьей декад августа. Сюда входят виды раннецветущие с медленным созреванием плодов (*Salix reptans*, *S. polaris*, *Androsace septentrionalis*), цветущие в середине летнего сезона (*Oxytropis middendorffii*, *Dryas punctata*, *Myosotis asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, виды родов *Ranunculus*, *Pedicularis* и др.), а также позднецветущие с быстрым (*Arnica iljinii*) или медленным [2] (*Minuartia arctica*) созреванием плодов. Часть растений обсеменяется лишь в конце августа—начале сентября. Это либо позднецветущие виды (*Astra-*

---

[2] Соответствует второй группе по скорости созревания плодов.

galus subpolaris, *Arctagrostis latifolia*, *Koeleria asiatica*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*, *Saxifraga spinulosa*), либо ранне- и среднецветущие виды с растянутым периодом созревания плодов (*Betula nana*, *Carex stans*, *Androsace bungeana*). Они не успевают, как правило, полностью обсемениться до выпадения снега. Обсеменение у них продолжается зимой или весной следующего года. Некоторые виды заканчивают обсеменение только к середине июля следующего лета (*Carex stans*, *Betula nana*, *Arctagrostis latifolia*).

Продолжительность периода обсеменения у изученных видов колеблется в значительных пределах. Быстро обсеменяются (5—6 дней) *Alopecurous alpinus*, *Draba pilosa*, *Eritrichium villosum*, *Epilobium davuricum*, *Hierochloë pauciflora*, *Luzula nivalis*, *Minuartia arctica*, *Pedicularis oederi*, *P. hirsuta*, *Potentilla stipularis*.

Среднее положение по продолжительности периода обсеменения (11—20 дней) занимают *Erigeron eriocephalus*, *Juncus biglumis*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis sudetica*, *Ranunculus borealis*, *Salix reptans*, 2 вида рода *Draba*. Медленно обсеменяются (21—30 дней) *Androsace septentrionalis*, *Arnica iljinii*, *Dryas punctata*, *Oxytropis middendorffii*, *Pachypleurum alpinum*, *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis verticillata*, *Salix polaris*, *Thlaspi cochleariforme*. К видам с растянутым периодом обсеменения относятся растения, поздно вступающие в фазу обсеменения — *Androsace bungeana*, *Astragalus subpolaris*, *Festuca cryophila*, *Koeleria asiatica*, *Oxytropis adamsiana*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*. В эту группу входят также растения, биоморфологические или физиологические особенности которых препятствуют быстрому рассеиванию семян (*Cerastium maximum*, *Polemonium boreale*).

Продолжительность периода обсеменения зависит от особенностей цветения и плодоношения растений, от сроков вступления в фазу обсеменения, от способа диссеминации и от других биоморфологических и физиологических особенностей вида.

При недружном, растянутом плодоношении в популяции часто затягивается и обсеменение (*Oxytropis adamsiana*, *O. middendorffii*, *Pachypleurum alpinum*, *Papaver pulvinatum* и т. д.). Позднеобсеменяющиеся растения имеют, как правило, растянутый период этой фазы. Способ распространения семян также влияет на скорость обсеменения. Большинство баллистов обсеменяется медленно (*Androsace septentrionalis*, *A. bungeana*, *Cerastium maximum*, *Papaver pulvinatum*, *Polemonium boreale*). Быстрее обсеменение происходит у барохоров (*Ranunculus borealis*, *R. nivalis*) и механохоров.

Продолжительность периода обсеменения зависит также от биоморфологических особенностей растений: типа побега (одноцветкового, многоцветкового), типа соцветия (простого, сложного), типов плодов и способов их раскрывания. Иногда в зависимости от этих особенностей представители одного семейства попадают в разные группы по скорости обсеменения. Например, *Cerastium maximum*, который имеет многоцветковый генеративный побег и сложное соцветие типа дихазий, относится к растениям с растянутым периодом обсеменения. Представитель этого же семейства — *Minuartia arctica* — с одноцветковым генеративным побегом является быстрообсеменяющимся видом. Продолжительность периода обсеменения часто определяется типом плода и способом его раскрывания. Крестоцветные, у которых плод — стручок, обсеменяются быстрее, чем гвоздичные, у которых плод — лизикарпная коробочка.

В некоторых случаях физиологические особенности семян препятствуют быстрому их высыпанию; так, ослизняющиеся семена *Polemonium boreale* при выпадении дождя или снега слипаются и очень долго остаются на растении.

На продолжительность периода обсеменения влияют также погодные, экологические и фитоценотические условия. У анемохоров и многих баллистов ветреная погода способствует сокращению периода обсеменения. Влияние экологических и фитоценотических условий на продолжительность и темпы прохождения фаз плодоношения и обсеменения будет показано ниже.

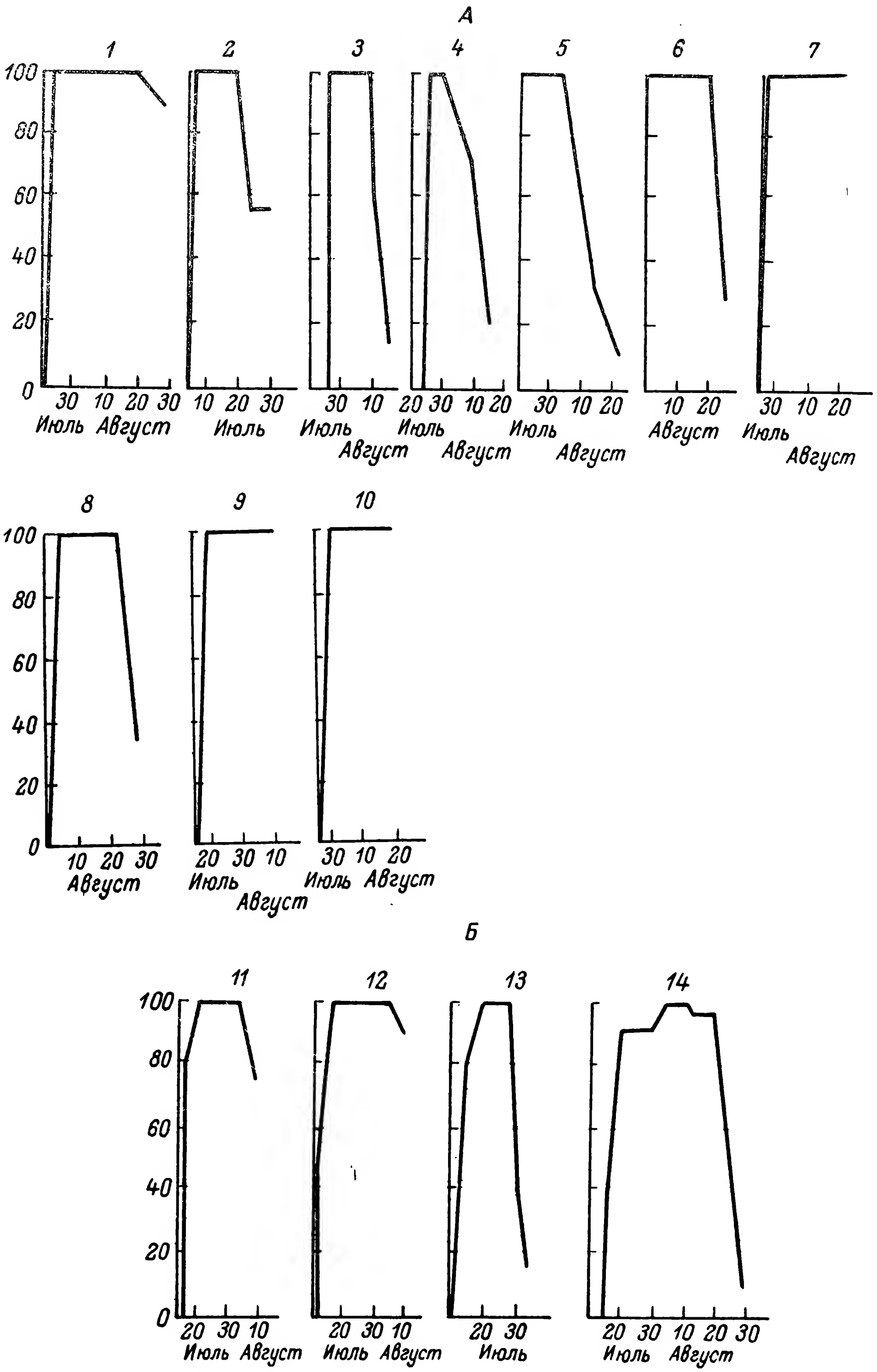


Рис. 1. Сезонная динамика плодоношения.

А: *1* — *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *2* — *Draba parvisiliquosa* Tolm., *3* — *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Aschers. et Graebn., *4* — *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *5* — *Potentilla stipularis* L., *6* — *Lychnis sibirica* L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm., *7* — *Hierochloë pauciflora* R. Br., *8* — *Trisetum sibiricum* Rupr. ssp. *litorale* (Rupr.) Roshev., *9* — *Alopecurus alpinus* Smith, *10* — *Festuca cryophila* Krecz. et Bobr.

Б: *11* — *Androsace septentrionalis* L., *12* — *Luzula confusa* Lindb., *13* — *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge, *14* — *Polemonium boreale* Adams.

В: *15* — *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz., *16* — *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk., *17* — *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *18* — *Ranunculus borealis* Trautv., *19* — *Pedicularis verticillata* L., *20* — *Cerastium maximum* L.

По оси ординат — количество побегов в фазе плодоношения (в процентах от общего числа генеративных побегов), *по оси абсцисс* — период плодоношения.

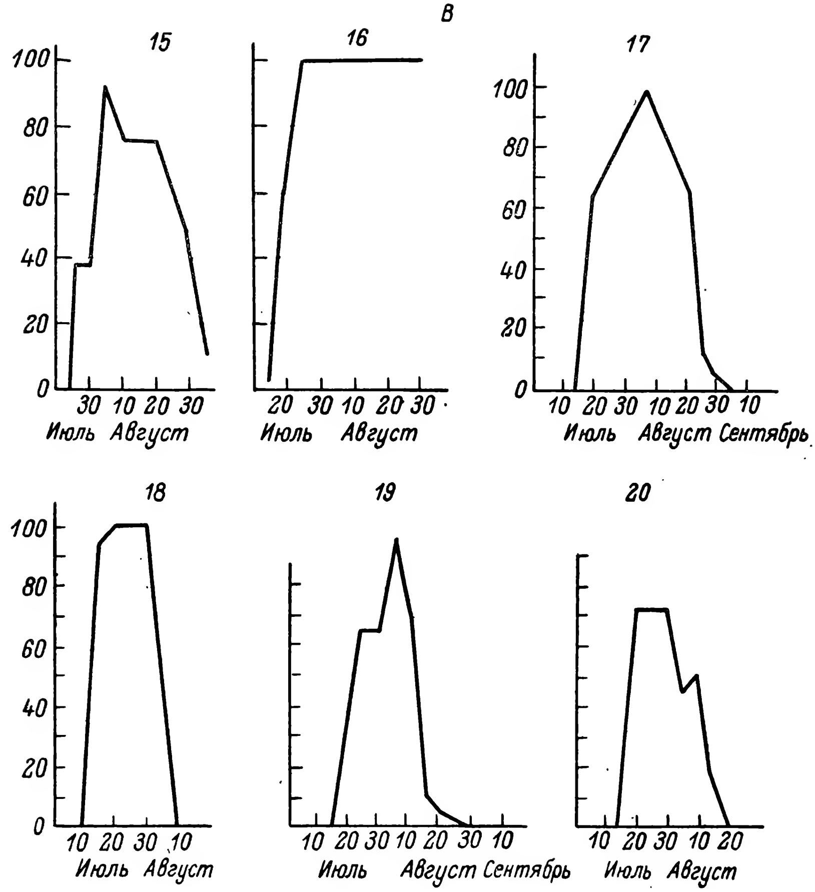


Рис. 1 (*продолжение*).

Темпы прохождения фаз плодоношения и обсеменения

Многие изученные виды очень дружно вступают в фазу плодоношения. Все генеративные побеги этих растений, отмеченные на площадках, начинают плодоносить в один и тот же день. К ним относятся растения разнотравных группировок южного склона берега р. Пясины: *Androsace bungeana*, *Draba parvisiliquosa*, *Minuartia arctica*, *Arnica iljinii*, *Potentilla stipularis*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, некоторые злаки (*Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*, *Alopecurus alpinus*, *Festuca cryophila*), а также ивы (рис. 1, *А*).

Другие виды вступают в фазу плодоношения постепенно, в течение 5 дней. В разнотравных группировках это *Androsace septentrionalis*, *Eritrichium villosum*, *Luzula confusa*, *Polemonium boreale*, *Papaver pulvinatum* (рис. 1. *Б*), в пятнистой и мелкобугорковой тундрах — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Cassiope tetragona*, в болотно-тундровом полигональном комплексе — *Betula nana* и *Salix reptans*.

Наименее дружным плодоношением отличаются бобовые, представители зонтичных, лютиковых, норичниковых (рис. 1, *В*). Все генеративные побеги переходят к плодоношению в течение двух недель. Длительность периода с максимальным числом плодоносящих побегов у изученных растений колеблется от 1 до 40 дней.

Обсеменение быстрыми темпами проходит у *Eritrichium villosum*, *Myosotis asiatica*, *Minuartia arctica*. У первых двух видов почти все генеративные побеги, отмеченные на площадке, приступают к обсеменению в один день (рис. 4). У *Eritrichium villosum* период с максимальным числом обсеменяющихся побегов длится 5 дней, у *Myosotis asiatica* — две недели. Конец этой фазы проходит очень дружно (в течение пяти дней). У *Minuar-*

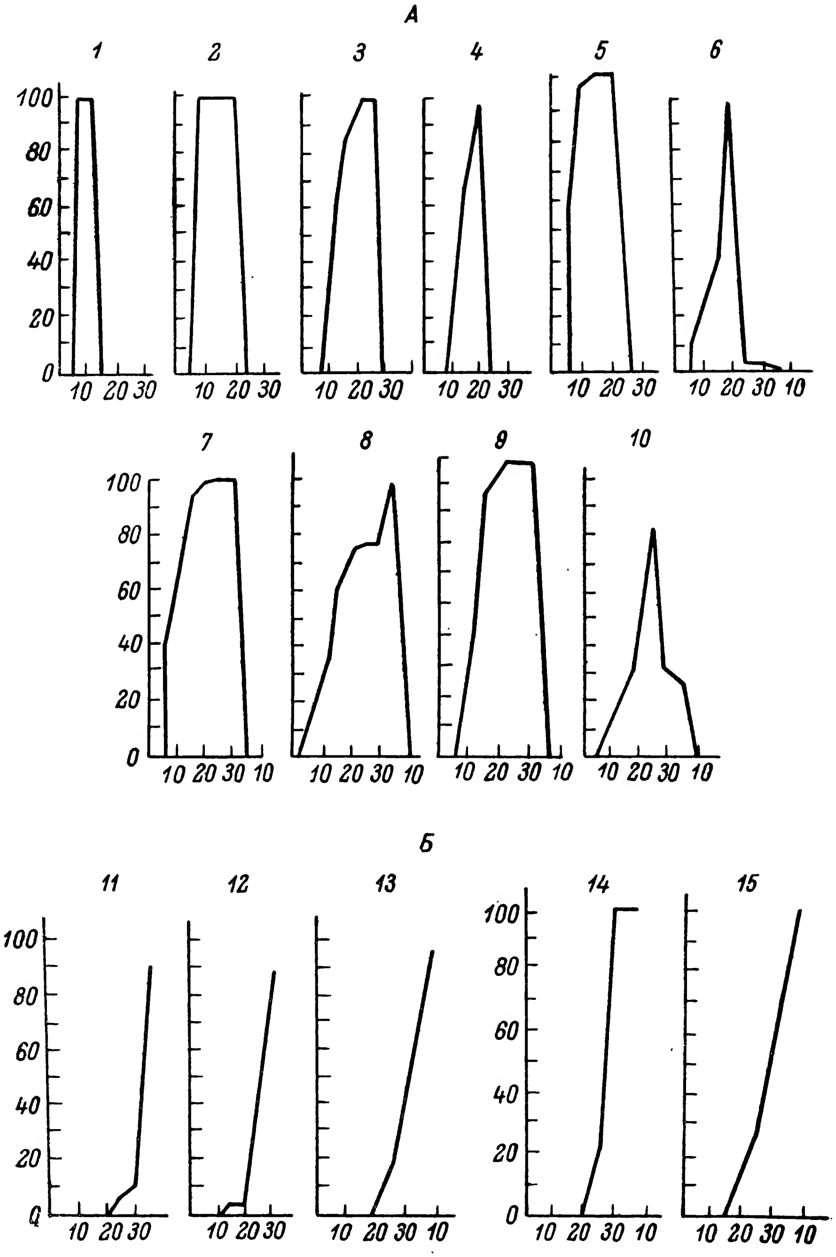


Рис. 2. Сезонная динамика обсеменения (в августе).

А: *1* — *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge, *2* — *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg., *3* — *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Aschers. et Graebn., *4* — *Potentilla stipularis* L., *5* — *Ranunculus borealis* Trautv., *6* — *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin, *7* — *Oxytropis middendorffii* Trautv., *8* — *Papaver pulvinatum* Tolm., *9* — *Pedicularis verticillata* L., *10* — *Pachypleurum alpinum* Ledeb.

Б: *11* — *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *12* — *Polemonium boreale* Adams, *13* — *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz., *14* — *Koeleria asiatica* Domin, *15* — *Trisetum sibiricum* Rupr. ssp. *litorale* (Rupr.) Roshev.

По оси ординат — количество побегов в фазе обсеменения (в процентах от общего числа генеративных побегов), *по оси абсцисс* — период обсеменения.

tia arctica максимум обсеменения наступает через 5 дней после его начала. Этот вид обсеменяется в течение 10 дней.

Медленнее осыпание семян проходит у *Potentilla stipularis*, *Ranunculus borealis*, *Arnica iljinii* (рис. 2, *А*). У *Ranunculus borealis* начинают обсеменяться одновременно 60% побегов. Остальные побеги вступают в эту фазу через 5 дней после начала. Период максимального обсеменения длится 10 дней, спустя 5 дней обсеменение заканчивается. У *Potentilla stipularis* приступают к обсеменению одновременно 25% побегов. Максимум обсеменения наступает через 10 дней после начала, через 5 дней после максимума генеративные побеги полностью обсеменяются. *Arnica iljinii* имеет более растянутый период обсеменения. У основной массы побегов семена осыпаются лишь через 15 дней после начала, заканчивается обсеменение через две недели после максимума.

Медленными темпами обсеменение проходит у *Oxytropis middendorffii*, *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis verticillata* и *Pachypleurum alpinum* (рис. 2, *А*). Особенно растянут у них начальный период обсеменения, период максимального обсеменения наступает почти через месяц после начала. Заканчивается обсеменение также дружно, как у вышеописанных видов. Лишь у *Pachypleurum alpinum* конец обсеменения значительно растянут.

Особую группу составляют виды, которые поздно обсеменяются (*Androsace bungeana*, *Oxytropis adamsiana*, *Polemonium boreale*, *Koeleria asiatica* и *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale* — рис. 2, *Б*). Они, а также *Betula nana*, как правило, интенсивно вступают в фазу обсеменения, но в самом его разгаре уходят в зиму.

Экологические и фитоценотические условия заметно влияют на продолжительность фаз плодоношения и обсеменения, а также на темпы их прохождения. Это хорошо видно на примере доминанта растительного покрова *Dryas punctata*.

Dryas punctata — доминант пятнистой и бугорковой тундр, распространен также на валиках полигональных болот, в центральной части полигонов болотно-тундрового полигонального комплекса и в дриадово-разнотравных группировках (в верхней части берегового склона р. Пясины).

Первые плодоносящие побеги появляются в начале второй декады июля. В теплые годы самое раннее плодоношение отмечено в дриадово-разнотравных группировках и в пятнистой тундре (рис. 3). В бугорковой тундре и в полигональном комплексе плодоношение у этого вида начинается на 5 дней позже.

Наиболее быстрыми темпами плодоношение проходит в дриадово-разнотравных группировках. Уже через 5 дней после начала плодоношения более 80% генеративных побегов, отмеченных на площадке, имеют завязавшиеся плоды. Период максимального плодоношения длится две недели, за это время у большей части побегов плоды созревают. В течение следующих двух недель плодоношение заканчивается. Длительность периода плодоношения у *Dryas punctata* в этих группировках 36 дней. Менее быстрыми темпами проходит плодоношение в болотно-тундровом полигональном комплексе. Здесь максимум плодоношения отмечен только через 10 дней после начала. Максимальный период длится, как и в разнотравных группировках, — две недели. Заканчивается плодоношение быстрее, чем в предыдущем сообществе, в течение 5 дней основная масса побегов приступает к обсеменению. Продолжительность периода плодоношения — 41 день.

В бугорковой тундре, как и в предыдущем сообществе, максимум плодоношения наступает через 10 дней после начала, длится он лишь 5 дней. Затем следует постепенное уменьшение числа плодоносящих побегов. Плодоношение заканчивается одновременно с плодоношением в полигональном комплексе (рис. 3). Продолжительность периода плодоношения здесь тоже 41 день. Это показывает, что экологические и фитоценотические условия в бугорковой тундре и в центральной части полигона болотно-тундрового полигонального комплекса оказываются близкими.

Более растянутый характер носит плодоношение у дриады в пятнистой тундре. Здесь оно начинается одновременно с плодоношением в дриадово-

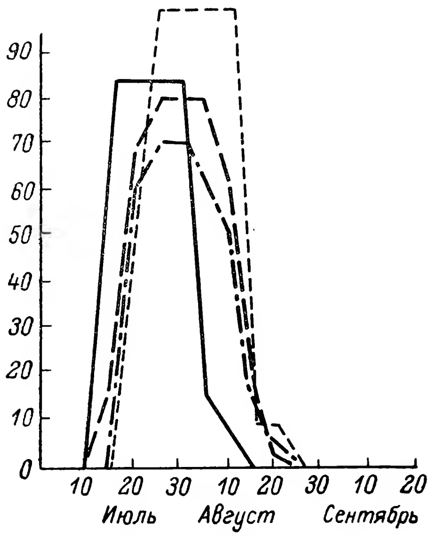


Рис. 3. Сезонная динамика плодоношения *Dryas punctata* в разных сообществах.

Сплошная линия — дриадово-разнотравные группировки берегового склона р. Пясины, *штриховая* — дриадово-осоково-моховые пятнистые тундры, *штрихпунктирные* — дриадово-осоково-моховые мелкобугорковые тундры, *пунктир* — болотно-тундровый полигональный комплекс. *По оси ординат* — количество плодоносящих побегов (в процентах от общего числа генеративных побегов), *по оси абсцисс* — период плодоношения.

разнотравных группировках, а заканчивается же одновременно с плодоношением в бугорковой тундре и в полигональном комплексе (рис. 3). Фаза плодоношения длится 46 дней. Проходит она менее дружно, чем в других сообществах. Максимум отмечен только через две недели после начала плодоношения, длительность периода максимального плодоношения — 10 дней. Заканчивается оно так же постепенно, как и начинается. Такой растянутый ритм плодоношения определяется своеобразием условий произрастания растений в этом типе сообществ. Более длительный, чем в других сообществах, вегетационный период влияет на характер и продолжительность фаз сезонного развития, в том числе и на плодоношение. Раннее таяние снега и зацветание растений так же, как и в разнотравных группировках, приводят к раннему плодоношению. Менее благоприятный термический режим, особенно почвы,[3] не способствует быстрому созреванию плодов. Вследствие этого плодоношение у *Dryas punctata* — доминанта этого сообщества — носит растянутый характер.

Обсеменение в теплые годы начинается у дриады во всех сообществах в первых числах августа. Наиболее быстрыми темпами оно проходит в дриадово-разнотравных группировках, 70% генеративных побегов приступает к обсеменению в один день. Максимум обсеменения наступает через 10 дней после начала. Большая часть генеративных побегов заканчивает обсеменение в течение следующих 5 дней. Только у отдельных побегов оно продолжается до конца августа. Продолжительность периода обсеменения в данном сообществе 25 дней. В пятнистой и бугорковой тундрах обсеменение носит более затяжной характер. Здесь оно начинается с отдельных генеративных побегов. Основная масса побегов (40—60%) приступает к обсеменению только через 10 дней. Максимум обсеменения наступает на 5 дней позже, чем в разнотравных группировках. Конец обсеменения проходит такими же быстрыми темпами, как в предыдущем сообществе. Большая часть генеративных побегов заканчивает обсеменение в течение 5 дней после максимума. Отдельные побеги продолжают обсеменяться до начала сентября. В пятнистой и бугорковой тундрах обсеменение длится 30—35 дней.

В холодные годы наблюдается недоразвитие гинецея у основной массы генеративных побегов (до 90%). У экземпляров с нормально развитым гинецеем либо останавливается формирование плода на его ранних этапах развития, либо плоды не созревают.

Изучение сезонного развития растений на Западном Таймыре показало следующее.

1. Длительность основных фаз сезонного развития (цветения, плодоношения и обсеменения) у изученных видов зависит от биологических особенностей вида, а также от экологических и погодных условий.

2. Все изученные виды по скорости прохождения этих генеративных фаз можно разделить на три группы:

---

[3] На поверхности почвы и на глубине до 5 см температура в пятнистой тундре днем почти на 5—9° ниже, чем в разнотравных группировках.

1) растения, быстро проходящие цикл генеративных фаз, в течение 30—40 дней (*Juncus biglumis*, *Alopecurus alpinus*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis hirsuta*, *Senecio atripurpureus*, *Epilobium davuricum*, *Cassiope tetragona*);

2) растения, средние по интенсивности прохождения цикла генеративных фаз — за 45—80 дней (ивы, бобовые, большинство злаков, а также *Dryas punctata*, *Luzula nivalis*, *Myosotis asiatica*, *Androsace bungeana*, *A. septentrionalis*, *Arnica iljinii*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Minuartia arctica*, *Potentilla stipularis*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Lloydia serotina*, *Erysimum pallasii* и представители родов *Pedicularis*, *Draba*, *Ranunculus*, *Saxifraga*);

3) растения, медленно проходящие цикл генеративных фаз, более 80 дней (*Betula nana*, *Carex stans*, *Papaver pulvinatum*, *Polemonium boreale*, *Pachypleurum alpinum*, *Cerastium maximum*, *Saxifraga spinulosa*).

3. У большинства изученных видов наиболее длительной фазой в сезонном развитии растений является плодоношение. Во многих случаях оно в 2—3 раза длительнее цветения, у некоторых видов — в 5—7, а иногда и в 10 (*Oxytropis adamsiana*, *Parrya nudicaulis*, *Lloydia serotina*, *Luzula nivalis*, *Festuca cryophyla*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Minuartia arctica*, *Erysimum pallasii* и виды рода *Saxifraga*).

4. Обсеменение у значительного числа видов продолжается лишь немногим меньше, чем плодоношение. У части растений обсеменение проходит в 2—3 раза быстрее, чем формирование и созревание плодов (*Luzula nivalis*, *Alopecurus alpinus*, *Pachypleurum alpinum*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Minuartia arctica*, *Potentilla stipularis*, *Cassiope tetragona*, *Lloydia serotina* и виды рода *Saxifraga*.

Три вида имеют период обсеменения значительно короче (в 4—7 раз), чем период плодоношения (*Draba pilosa*, *Hierochloë pauciflora*, *Eritrichium villosum*).

У некоторых растений обсеменение продолжается в следующем году. Это в основном позднецветущие виды или растения с длительным периодом формирования и созревания плодов (*Betula nana*, *Carex stans*, *Koeleria asiatica*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*, *Oxytropis adamsiana*, *Astragalus subpolaris*, *Androsace bungeana*, *Cerastium maximum*, *Saxifraga spinulosa*).

5. От продолжительности генеративных фаз в сезонном развитии растений зависит семенная продуктивность. У видов, медленно проходящих цикл генеративных фаз, даже в теплые годы часть семян не созревает.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Алехин В. В. (1928). Что такое растительное сообщество? — Гаврилюк В. А. (1961). Продолжительность периода плодоношения и семенная продуктивность растений юго-восточной Чукотки. Бот. ж., 46, 1. — Деева Н. М. (1976). Фенологическая характеристика растительных сообществ Западного Таймыра. Бот. ж., 61, 9. — Дубровский А. Н. (1937). Фенология в Арктике. Сов. Арктика, 8. — Зубков А. И. (1934). О вегетативном периоде в Арктике. Бюл. Арктич. инст., 3. — Зубков А. И. (1935). Продолжительность вегетационного периода на Северном острове Новой Земли. Arctica, 3. — Кайгородова М. С. (1972). Антэкология растений Полярного Урала. Автореф. канд. дис. Пермь. — Кожевников А. В. (1937). Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. МГУ, Биология, 11. — Кузнецова М. С. (1970). Антэкология некоторых основных компонентов ракомитриевой тундры Полярного Урала. Уч. зап. Пермск. гос. унив., Биология, 206. — Левина Р. Е. (1969). О монографическом изучении семенного размножения отдельных видов. В кн.: Вопросы антэкологии. Матер. к симп. по антэкологии 26—30 мая 1969 г. Пермь. — Матвеева Н. В. (1971). Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. — Матвеева Н. В., Т. Г. Полозова, Л. С. Благодатских, Е. В. Дорогостайская. (1973). Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2, Л. — Миддендорф А. Ф. (1860—1867). Путешествие на север и восток Сибири, 1—2, СПб. — Носова Л. И. (1972). Урожай семян полыни розовоцветковой (*Artemisia rhodantha* Rupr.) на Памире. Бот. ж., 57, 2. — Полозова Т. Г. (1977). Наблюдение за цветением пушицы влагалищной

Eriophorum vagina tum L., *Cyperaceae*). Бот. ж., 62, 9. — Полозова Т. Г., Н. М. Деева. (1978). Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л. — Солоневич Н. Г. (1970). Эколого-биологическая характеристика растений. В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л. — Старшова Н. П. (1974). Особенности экологии семенного размножения бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.). в Среднем Поволжье. Автореф. канд. дис. Пермь. — Стешенко А. П. (1966). О всхожести семян растений Полярного Урала. Бот. ж., 51, 2. — Сукачев В. Н. (1903). Очерк растительности юго-восточной части Курской губернии. Изв. СПб. лесного инст., вып. 9. — Тихменев Е. А. (1973). К антэкологии некоторых видов *Salix* в арктической тундре о. Врангеля. Бот. ж., 58, 8. — Тихменев Е. А. (1974). Антэкология растений арктической тундры острова Врангеля. Автореф. канд. дис. Л. — Ходачек Е. А. (1969). — Цветение и плодоношение арктических растений на Западном Таймыре. В кн.: Вопросы антэкологии. Матер. к симп. по антэкологии 26—30 мая 1969 г. Пермь. — Ходачек Е. А. (1970). Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. Бот. ж., 55, 7. — Ходачек Е. А. (1973). К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2, Л. — Ходачек Е. А. (1974). Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Л. — Шамурин В. Ф. (1969). К антэкологии растений Арктики. В кн.: Вопросы антэкологии. Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*). —Л. Шамурин В. Ф., Е. А. Тихменев. (1971). Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*) на о. Врангеля. — Шенников А. П. (1928). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. с.-х. опытн. станции, вып. 2, Вологда. — Andersson G. (1900). Bedrag till kännedomen on Spetsbergens och Beeren Eilands Kärlväxtflora grundade på iakttagelser under 1898 års svenska polarexpedition. Bih. K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Stoockholm, Bd. 206, № 1 — Baer K. (1838). Vegetation et climat de Novaia Zemlia. Bull. Sc. publ. Acad. Imp. Sc. St.-Ptb., t. III. — Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. monographs., 26, 4. — Bliss L. C. (1966). Plant productivity in Alpine microenvironments on mount Washington, New Hampshire. Reprinted from Ecological Monographs., 36. — Cleve A. (1901). Zum Pflanzenleben in nordschwedischen Hochgebirgen. Bih. Kongl. Svenska. Vet.-Akad. Handl., Bd. 26, 15. — Böcher T. W. (1949). Studies on the vegetation of the East coast of Greenland. Medd. om Grönland, Bd. 106, № 2, Köbenhavn. — Ekstam O. (1897). Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. Troms Mus. Aarsh., Bd. 18. — Ekstam O. (1898). Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. Troms Mus. Aarsh., Bd. 20. — Eurola S. (1972). Germination of seeds collected in Spitsbergen. Ann. Bot. Fenn., 9. — Gelting P. (1934). Studies on the vascular plants of East Greenland between Franz-Ioseph fjord and Dovl bay (Lat. 73°15′—76°20′). Medd. om Grönland., Bd. 101, 3. — Hoeg O. A. (1932). Blütenbiologische Beobachtungen auf Spitzbergen. Medd. Norges Svalbard og Ishavs-undersøkelser, № 16 — Holm Th. (1885). Novaia Zemlia's Vegetation saerligtdens Phanerogamer. At Th. Holm Kjobenbavn, B. Lunos. — Kjellman F. R. (1885). Aus dem Leben der Polarpflanzen. In.: A. E. Nordenskjöld. Studien und Forschungen veranlasst durch meine Reisen in Hohen Norden, Leipzig. — Lindman G. A. (1887). Bedrag till kännedomen om de svenska *Saxifraga arternas* yttre byggnad och individbildning. Bih. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., Stoockholm, 12, 6. — Nathorst A. G. (1885). Notizen über die Phanerogamenflora Grönlands im Norden von Velgille Bay. Engler's Botan. Yahrschb. Leipzig, Bd. 6. — Sørensen T. (1941). Temperature relation and phenology of the Northeast Greenland flowering. Medd. Grønland, 125, 9. — Söyrinki N. (1938—1939). Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation. Petsamo-Laplands. Ann. Bot. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 14, № 1. — Söyrinki N. (1954). Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayerischen Alpen. I. Spezieller Teil. Die Pflanzengesellschaften und Samenpflanzen der Alpiner Stude des Schachengebietes und ihre Vermehrungsverhältnisse. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 27, № 1. — Warming E. (1885). Biologiscke Optegheleser om gronlandske Planter. Bot. Tidskrift, 15. — Warming E. (1886). Om hogle arcktiske vaexters biologi at Eug. Warming. Stoockholm, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1978.

УДК 581.48 : 631.547.1

Н. П. Старшова

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR. (*RUTACEAE*)

N. P. STARSHOVA. GERMINATION BIOLOGY OF SEEDS OF *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR. (*RUTACEAE*)

Исследовано влияние покровов семян бархата амурского *Phellodendron amurense* Rupr. на их прорастание в процессе созревания и при стратификации. Выявлено, что основную роль в торможении прорастания семян играет эндосперм. Холодная стратификация повышает активность зародыша, что дает ему возможность преодолеть сопротивление покровов. Интактные зрелые семена лучше прорастают после двухэтапной стратификации с первым теплым периодом.

Частичное удаление покровов у зрелых семян, травмы при извлечении зародышей вызывают отклонения от нормального развития проростков, сходные с физиологической карликовостью зародышей незрелых семян: прорастание семядолями, гипертрофированный рост гипокотиля, отсутствие или позднее развитие корня.

Биологии прорастания семян *Phellodendron amurense* Rupr. посвящена обширная литература. Результаты исследований противоречивы, нередко в них отсутствует цифровой материал. Поиски оптимальных способов предпосевной обработки семян бархата амурского проводились эмпирически и не сопровождались анализом типа покоя. Некоторые исследователи относят семена бархата амурского к типу семян с глубоким покоем, не подтверждая это конкретными данными (Кречетова, 1964; Погосова, 1968; Лисенков и др., 1970).

Самым распространенным способом предпосевной обработки семян бархата амурского является холодная стратификация в течение 2—4 месяцев при температуре 0—5° С. (Гурский, 1950; Золотникова, 1952; Опрятная, 1958; Заборовский, 1962; Веткасов, 1965; Звиргзд, 1967). Грунтовая всхожесть при этом составляет 31—57%. Были попытки сократить продолжительность холодной стратификации или заменить ее другими способами обработки, а также увеличить грунтовую всхожесть семян. Например, В. М. Павлов (1953), выдержав семена бархата амурского в течение трех суток в воде при +40 и +50°, получил соответственно 50 и 60% грунтовой всхожести. При стратификации при комнатной температуре в опытах разных авторов были получены различные результаты, но во всех случаях всхожесть была ниже, чем при холодной стратификации (Золотникова, 1952; Трухановский, 1956). В вариантах с переменным температурным режимом сокращалась продолжительность стратификации по сравнению с холодной до двух недель—одного месяца, но при этом снижалась грунтовая всхожесть (Золотникова, 1952; Яганин, 1957; Заборовский, 1962).

В более поздних исследованиях используются другие факторы, нарушающие покой семян. Так, обработка семян бархата амурского звуком (авторы не указывают характер звука) приводит к частичному нарушению покоя семян, но дает низкие показатели всхожести — 7.5—14.0% (Степанова, Погосова, 1967; Лисенков и др., 1970). Влияние примененных Н. П. Погосовой (1968) способов бионтизации для нарушения покоя семян бархата амурского трудно вычленить, так как они сочетались с замачиванием семян в воде и стратификацией при переменном температурном режиме. Н. В. Кречетова (1964) исследовала влияние гиббереллина на прорастание нестратифицированных и стратифицированных при переменном температурном режиме семян бархата амурского. Всхожесть семян увеличилась в том и другом вариантах. Автор делает вывод, что обработка семян бархата амурского гиббереллином не заменяет стратификации, но ускоряет прорастание стратифицированных семян.

Перечисленные способы предпосевной обработки не дали существенного повышения грунтовой всхожести семян бархата амурского по сравнению с холодной стратификацией. Найдено лишь несколько приемов ускоренной

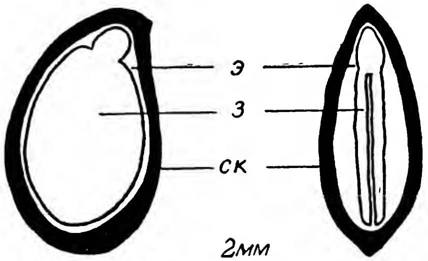


Рис. 1. Строение семени *Phellodendron amurense* Rupr.

ск — семенная кожура, *з* — зародыш, *э* — эндосперм.

подготовки семян к посеву, а оптимальные условия для прорастания семян не подобраны. Выявлен ряд факторов, в той или иной степени нарушающих покой семян бархата амурского.

М. Г. Николаева (1967, 1974, 1977) за основу классификации типов покоя семян принимает взаимосвязь между условиями, вызывающими торможение прорастания, и условиями, способствующими преодолению покоя. Выяснение этой взаимосвязи позволяет целенаправленно заниматься подбором режимов предпосевной обработки семян. Внимание всех исследователей, занимающихся биологией прорастания семян бархата амурского, было сосредоточено только на поисках условий нарушения покоя; они не выяснили причины торможения прорастания. В программу наших исследований входило изучение роли покровов в покое семян разной степени зрелости и после их стратификации.

Бархат амурский относится к сем. *Rutaceae*. Это реликт третичного периода, ценное лекарственное, медоносное и пробконосное растение. Изучение причин, определяющих покой семян этого растения, является интересным и важным дополнением к исследованию вопроса об особенностях семенного размножения реликтов Дальнего Востока.

Плод бархата амурского — сочная синкарпная 5—6-косточковая костянка черного цвета, почти шаровидная, диаметром 8—10 мм. Косточки односемянные, реже — двусемянные. Эндокарпий хрящеватый, вскрывающийся двумя скручивающимися после отмывания и подсыхания косточек створками (Зажурило, 1939). Длина семени в среднем составляет 4.6, ширина — 2.9 мм. Семенная кожура очень твердая, черного или серовато-черного цвета. Зародыш окружен довольно толстым слоем плотного эндосперма (рис. 1). Длина зародыша составляет 3.9, ширина семядолей — 2.5 мм (среднее из 50 измерений). Семена прорастают с выносом семядолей над поверхностью земли (Нечаев, Золотов, 1968).

Материал и методика

Для опытов использовали семена из плодов, собранных в парковых насаждениях г. Ульяновска, в ботаническом саду г. Куйбышева и в Татарии (Раифский участок Волжско-Камского заповедника). Исследования проводили в 1969—1971 и 1976—1977 гг.

Опыты, в которых выяснялось влияние покровов на прорастание незрелых семян, были начаты с 1—10 августа и продолжались с интервалом в 10 дней до времени полного созревания семян. В развитии и созревании плодов и семян бархата амурского на основании анализа данных эмбриологического исследования, измерения величины развивающихся плодов, семян и зародышей, а также общих внешних изменений плодов и семян мы выделяем семь фаз:

I — от оплодотворения до первого деления зиготы, завязь слегка разрастается;

II — формирование шарообразного зародыша и заложение клеточных стенок в эндосперме, значительное разрастание завязи;

III — заложение бугорков семядолей, эндосперм водянистый, семенная кожура белая, плод и семя интенсивно растут;

IV — плод и семя достигают окончательных размеров. Здесь мы различаем следующие подфазы: IVа — зародыш зеленый, составляет $^1/_2$—$^2/_3$ длины семени, эндосперм молочный, семенная кожура от желтой до коричневой, эластичная, околоплодник зеленый; IVб — зародыш достигает нормальных размеров и имеет бледно-зеленый цвет, эндосперм начинает обезвоживаться, семенная кожура черная, хрупкая, но тоньше, чем у зрелого семени; экзокарпий и мезокарпий имеют желтоватый оттенок, а эндокарпий — зеленый; IVв — зародыш белый, эндосперм продолжает терять воду, но еще легко отделяется от зародыша, семенная кожура очень твердая, эндокарпий хрящеватый, почти белый, мезокарпий и экзокарпий желто-зеленого цвета;

V — начало почернения околоплодника;

VI — эндосперм отделяется от зародыша только после намачивания семян; эндокарпий черный, мезокарпий зеленый и водянистый;

VII — плод слегка сморщился; мезокарпий смолистый, рыхлый, темно-коричневый или почти черный.

Наши опыты с незрелыми семенами начинались с фазы IVб.

Интактные семена в разных фазах зрелости стратифицировали в течение трех месяцев при 3—5° в холодильнике и 18—20° в комнатных условиях, после чего из них извлекали зародыши. Параллельно проращивались зародыши из свежесобранных семян в тех же фазах зрелости. Для выбора оптимального способа стратификации зрелых семян использовали несколько вариантов постоянного и переменного температурных режимов, в которых варьировала длительность теплого (+28°) и холодного (+3—5°) периодов. Семена помещались в чашки Петри на фильтровальную бумагу. Проращивание изолированных зародышей и интактных семян проводили при комнатной температуре и естественном освещении. Зрелые семена закладывали в двух повторностях по 100 штук, зародыши с разной степенью изоляции — от 10 до 50 шт. (в разных опытах). Зародыши извлекали при помощи препаровальной иглы из семян, лишенных семенной кожуры и набухавших в чашках Петри в течение 1—2 суток. Для опытов отбирали зародыши без следов повреждений, но в ряде случаев вели наблюдения за травмированными зародышами. Наблюдения за прорастанием семян и зародышей фиксировали в течение двух месяцев с момента проращивания.

Результаты исследований

Интактные свежесобранные семена бархата амурского не прорастали без предварительной стратификации, либо прорастали единично как в незрелом, так и в зрелом состояниях. Сухое хранение продолжительностью от одного месяца до полутора лет также не вызывало нарушения их покоя.

Теплая стратификация зрелых свежесобранных семян бархата амурского длительностью в 3 месяца не дала положительного результата (табл. 1), при холодной стратификации от одного до трех месяцев результаты получились незначительные. Лучший эффект был достигнут при двухступенчатой стратификации, в которой теплый период составлял 1 месяц, а холодный — 3 месяца.

ТАБЛИЦА 1

Прорастание зрелых свежесобранных семян бархата амурского под влиянием разных режимов стратификации (Ульяновск, 1977 г.)

Длительность стратификации, месяцы		Прорастание семян, %	Длительность стратификации, месяцы		Прорастание семян, %
теплый период (+25°)	холодный период (3—5°)		теплый период (+25°)	холодный период (3—5°)	
0	0	0.0	2	1	1.5
3	0	0.0	1	1	3.0
0	1	9.0	1	2	39.0
0	2	9.0	1	3	71.0
0	3	17.5			

Был поставлен ряд опытов (1971 г.) для выяснения роли покровов в покое семян. В первой серии опытов исследовали влияние покровов на прорастание семян бархата амурского в процессе созревания (табл. 2 и 3). Зародыши, извлеченные из свежесобранных семян, без предварительной стратификации при самом раннем сроке сбора семян (1 VIII) не прорастали, но и не загнивали (табл. 2). Зародыши из семян последующих сборов (10—31 VIII) прорастали, но показывали аномалии в своем развитии. Нормальные проростки (рис. 2, *III*) появляются в опыте от 10 IX, в следующем сборе число их увеличивается. Зародыши из зрелых семян все прорастают нормально, но последующее их развитие приостанавливается на стадии семядольных листьев, что может быть следствием выращивания в чашках Петри.

ТАБЛИЦА 2

Прорастание зародышей в зависимости от степени зрелости и способов стратификации семян бархата амурского (Ульяновск, 1971 г.)

Температура стратификации (°С), продолжительность	Дата сбора семян	Фазы зрелости	Число зародышей, шт.	Прорастание, %		Не проросло, %	Сгнило, %
				нормальное	с признаками физиологической карликовости		
Без стратификации	1 VIII	IVб	20	0	0	100	0
	10 VIII	IVб	20	0	0	100	0
	20 VIII	IVв	16	0	0	100	0
	31 VIII	IVв	20	0	10	90	0
	10 IX	V	25	28	20	52	0
	20 IX	VI	29	45	14	41	0
	7 X	VII	20	100	0	0	0
18—20° (3 мес.)	1 VIII	IVб	12	25	42	8	25
	10 VIII	IVб	14	50	36	14	0
	20 VIII	IVв	31	81	3	16	0
	31 VIII	IVв	40	88	10	2	0
	10 IX	V	35	86	3	11	0
3—5° (3 мес.)	1 VIII	IVб	22	59	36	0	5
	10 VIII	IVб	15	34	26	40	0
	20 VIII	IVв	24	83	13	4	0
	31 VIII	IVв	21	76	24	0	0
	10 IX	V	31	87	3	10	0

При прорастании зародышей, извлеченных из незрелых семян бархата амурского, наблюдались следующие типы физиологической карликовости: прорастание только семядолями (рис. 2, *I*, *а*, *б*); уродливое разрастание средней части гипокотиля (рис. 2, *II*, *в*); удлинение верхней части гипокотиля и образование наплыва (рис. 2, *II*, *г*); гипертрофированный рост гипокотиля с замедленным развитием корня (рис. 2, *II*, *д*). У всех проростков в верхушечной почке видны зачатки первой пары листьев, но удлинения эпикотиля не происходит. Асимметричное разрастание семядолей может сопутствовать любому из описанных здесь типов физиологической карликовости.

Незрелые интактные семена, собранные в фазах IVб и V, когда зародыши уже достигли своих нормальных размеров, не прорастали ни после теплой (18—20°), ни после холодной (3—5°) стратификации. Но зародыши, извлеченные из них после такой же обработки, вели себя иначе (табл. 2). Нормальные проростки появились даже из зародышей семян, собранных 1 VIII в фазе IVб. По-видимому, данные режимы стратификации способствовали дифференциации тканей зародыша, но не сняли тормозящего влияния покровов. Оба способа стратификации дали близкие результаты, но после холодной извлеченные зародыши прорастали более дружно и на 1—3 дня раньше, чем после теплой.

Кожура семян бархата амурского проницаема для воды: семена набухали как на холоде, так и в тепле. Нарушение ее целостности приводило к быстрому загниванию семян. Удаление семенной кожуры с незрелых семян в фазах IVб—начало IVв имело те же последствия (табл. 3). Начиная со сборов от 31 VIII (конец фазы IVв) загнивание семян в опытах умень-

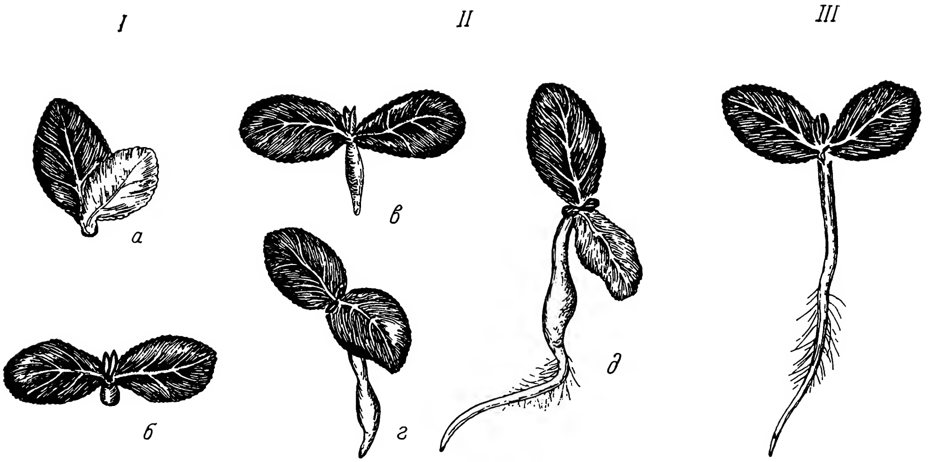


Рис. 2. Морфологические типы прорастания изолированных зародышей из незрелых семян *Phellodendron amurense*.

I — прорастание семядолями, развивающимися и зеленеющими не симметрично (*а*) или симметрично (*б*); *II* — прорастание семядолями и гипокотилем, гипертрофированным веретеновидно (*в*), удлиняющимся в верхней части и образующим наплыв (*г*), после чего с большим опозданием может следовать развитие корешка (*д*); *III* — нормальное прорастание.

шалось, часть семян прорастала семядолями или семядолями и гипокотилем. Среди зрелых семян (фаза VII) единичные прорастали корешком, но семядоли при этом оставались под эндоспермом. Более подробно морфологические типы прорастания семян бархата амурского при частичном удалении покровов будут рассмотрены ниже.

ТАБЛИЦА 3

Прорастание семян бархата амурского после удаления семенной кожуры в разных фазах зрелости (Ульяновск, 1971 г.)

Даты сбора семян и закладки опытов	Фазы зрелости	Число семян, шт	Прорастание, %: нормальное	корешком, но семядоли под эндоспермом	семядолями или семядолями и гипокотилем	Не проросло, %	Сгнило, %
1 VIII	IVб	20	0	0	0	0	100
10 VIII	IVб	20	0	0	0	0	100
20 VIII	IVв	20	0	0	0	0	100
31 VIII	IVв	16	0	0	13	37	50
10 IX	V	20	0	0	10	60	30
20 IX	VI	23	0	0	8	35	57
7 X	VII	30	0	7	6	10	77

Сравнение характера прорастания семян, лишенных семенной кожуры (табл. 3), и полностью изолированных зародышей в разных фазах зрелости (табл. 2) показывает, что основную роль в продолжительности покоя у семян бархата амурского играет эндосперм, хотя семенная кожура тоже в какой-то степени тормозит прорастание. Но при полной изоляции зародышей мы видим нормальные проростки уже из семян в фазе V, а при удалении одной лишь семенной кожуры их нет во всех фазах — от IVб до VII.

Холодная стратификация в значительной степени снимает тормозящее влияние эндосперма на прорастание зрелых семян, лишенных семенной кожуры (табл. 4). При этом с увеличением длительности стратификации от одного до трех месяцев процент нормальных проростков из семян Ульяновской репродукции увеличивается в 2 раза. После двухмесячной стратификации с последующим удалением семенной кожуры семена Раифской репродукции прорастали несколько хуже, чем семена

Ульяновской и Куйбышевской репродукций. Интактные зрелые семена всех репродукций при тех же условиях и сроках стратификации прорастали плохо. По-видимому, выбранный режим стратификации не соответствует условиям преодоления тормозящего влияния семенной кожуры или активность зародыша недостаточно высока, чтобы преодолеть сопротивление всех покровов семени.

ТАБЛИЦА 4

Прорастание зрелых семян бархата амурского разного географического происхождения после холодной стратификации (3—5°) и удаления семенной кожуры

Место и время сбора	Длительность стратификации, месяцы	Прорастание интактных семян, %	Прорастание (в %) семян, лишенных семенной кожуры					
			число семян, шт.	нормальное	корешком, но семядоли под эндоспермом	семядолями или семядолями и гипокотилем	Не проросло, %	Сгнило, %
Ульяновск, 1970 г.	1	2.0	28	43	21	25	11	0
	2	6.0	30	73	20	0	0	7
	3	8.8	42	88	0	0	0	12
Татария (Раифа), 1970 г.	1	0	—	—	—	—	—	—
	2	0	42	60	19	0	0	21
	3	5.5	40	78	0	0	0	22
Куйбышев, 1970 г.	1	0	—	—	—	—	—	—
	2	5.5	40	75	0	5	0	20
	3	11.5	—	—	—	—	—	—

Чтобы понять характер влияния эндосперма на прорастание зрелых свежесобранных семян бархата амурского, были поставлены опыты в следующих вариантах: удаление семенной кожуры, удаление эндосперма с $^1/_2$ длины семядолей, освобождение от эндосперма гипокотиля и корешка и полная изоляция зародышей (табл. 5). Частичное снятие эндосперма давало дополнительный эффект по сравнению с тем вариантом, в котором с семян была удалена только кожура. При освобождении от эндосперма гипокотиля и корешка получен лучший результат, чем при изоляции $^1/_2$ длины семядолей.

ТАБЛИЦА 5

Влияние степени удаления покровов на прорастание зародышей из зрелых свежесобранных семян бархата амурского (Ульяновск, 1977 г.)

Варианты опытов	Число семян, шт.	Прорастание, %				Не проросло, %	Сгнило, %
		нормальное	корешком, семядоли под эндоспермом	корешком, отодвинув эндосперм	семядолями или семядолями и гипокотилем		
Снята семенная кожура	25	4	4	0	4	12	76
Эндосперм удален с $^1/_2$ длины семядолей	17	0	24	24	12	0	40
Эндосперм удален с гипокотиля и корешка	16	25	75	0	0	0	0
Зародыши изолированы полностью	22	100	0	0	0	0	0

Представляют интерес морфологические особенности прорастания семян бархата амурского после частичного удаления покровов. Семена без кожуры, но с целым эндоспермом иногда в незначительном количестве образуют нормальные проростки (рис. 3, *III*), или семена прорастают корешком, но семядоли остаются под эндоспермом (рис. 3, *I*, *г*). Иногда происходит позднее образование корешка после уродливого разрастания

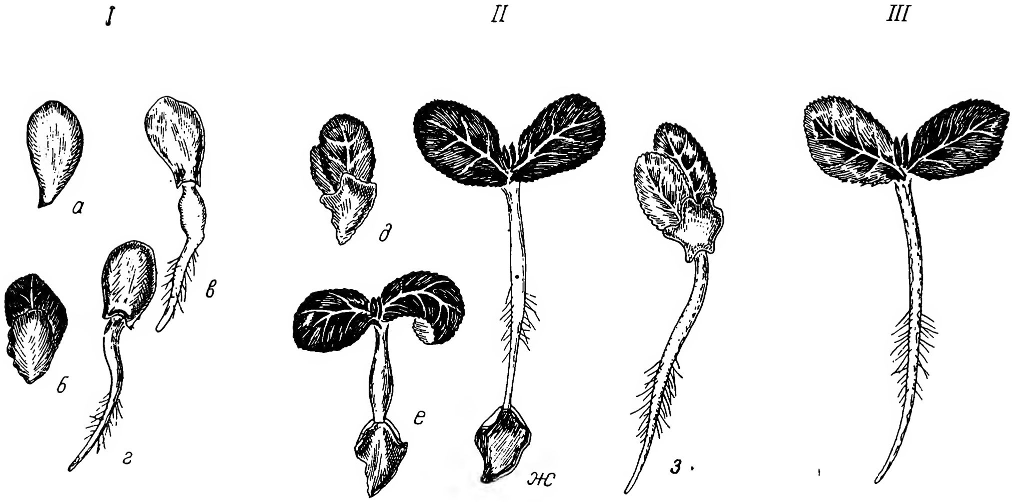


Рис. 3. Морфологические типы прорастания зрелых семян бархата амурского после частичного и полного удаления покровов.

I — прорастание семян после удаления семенной кожуры: *а* — разрастание семядолей и гипокотиля под эндоспермом; *б* — прорастание семядолями из-под эндосперма; *в* — прорастание гипертрофированным гипокотилем с поздним развитием корня и без развертывания семядолей; *г* — прорастание нормально развивающимся гипокотилем и рост корня, но без развертывания семядолей (такое же прорастание происходит после удаления эндосперма с гипокотиля и корня); *II* — прорастание семян после удаления семенной кожуры и эндосперма с $^1/_2$ длины семядолей: *д* — прорастание семядолями в пределах оставшейся части эндосперма; *е* — прорастание семядолями и рост гипокотиля; *ж* — прорастание корешком, эндосперм отодвигается; *з* — «проклевывание» эндосперма растущим корешком и затрудненное развертывание семядолей; *III* — нормальные проростки, развивающиеся после полной изоляции зародыша, редко — после удаления семенной кожуры и части эндосперма.

гипокотиля (рис. 3, *I*, *в*), семядоли развертываются слабо. Судьба проростков со сложенными семядолями в дальнейшем различна: эндосперм может загнивать, загнивают под ним и семядоли; в других случаях он медленно высыхает, семядоли зеленеют и развертываются, проростки приобретают нормальный вид. Часть непроросших семян загнивает. Чем слабее поцарапан эндосперм, тем позднее происходит загнивание. Идеально освобожденные от семенной кожуры непроросшие семена не загнивают даже спустя 40 дней с начала опыта. Эндосперм при этом зеленеет, под ним начинается медленное разрастание семядолей и удлинение гипокотиля (рис. 3, *I*, *а*). Объем семени в целом увеличивается. Иногда эндосперм растрескивается и происходит прорастание семядоли (рис. 3, *I*, *б*). Если долго не прорастающие семена освободить от эндосперма, из зародышей развиваются нормальные проростки.

Отклонения от нормального прорастания наблюдаются и у семян с изолированными от эндосперма верхушками семядолей. Одни проростки развиваются в пределах оставшейся части эндосперма. У них зеленеют и разрастаются семядоли (рис. 3, *II*, *д*) или разрастание семядолей сочетается с гипертрофированным ростом гипокотиля, корень не развивается (рис. 3, *II*, *е*). Часть семян прорастает корешком, «проклевывая» эндосперм (рис. 3, *II*, *з*) или отодвигая его (рис. 3, *II*, *ж*). Такие проростки в дальнейшем могут развиваться вполне нормально, но иногда эндосперм, остающийся на кончике корня, загнивая, приостанавливает его рост, а участок эндосперма в области семядольного узла препятствует полному развертыванию семядолей.

После изоляции от эндосперма гипокотиля и корешка гипокотиль раномерно растет и быстро развивается корень. Но в большинстве своем проростки остаются с семядолями, сложенными под эндоспермом, что соответствует одному из типов прорастания семян без кожуры, но с целым эндоспермом (рис. 3, *I*, *г*). Сходство обнаруживается и в последующем развитии таких проростков.

Некоторые нарушения роста зародышей из зрелых свежесобранных семян бархата амурского при частичном удалении покровов сходны с описанными нами признаками физиологической карликовости зародышей из незрелых семян: прорастание семядолями, развивающимися симметрично или асимметрично, гипертрофированный рост гипокотиля, затрудненный рост корня или полное его торможение. Но в отличие от нарушения роста зародышей незрелых семян причины ненормального развития проростков в данном случае следует, по-видимому, искать вне зародыша, а именно — в эндосперме.

Удаление эндосперма с зародыша является довольно трудоемкой операцией, что связано с малыми размерами семян бархата амурского и неравномерной толщиной слоя эндосперма. Особенно он тонок по линии смыкания семядолей и в области гипокотиля и корешка, поэтому зародыши при удалении покровов часто получают травмы.

В сельскохозяйственной литературе отмечается связь характера прорастания и всхожести с типами травм семян (Строна, 1966; Овчаров, 1969).

Мы провели параллельные наблюдения за прорастанием травмированных и нетравмированных зародышей из зрелых семян бархата амурского после частичного и полного удаления покровов (табл. 6). Повреждение эндосперма почти не изменяло типов прорастания, но увеличивало процент загнивающих семян. Травмирование зародышей при частичном удалении эндосперма уменьшало число проростков, развивающих корень. Полностью изолированные зародыши со следами уколов уже не дают 100-процентного нормального прорастания.

ТАБЛИЦА 6

Влияние травм на характер прорастания зрелых семян бархата амурского при частичном и полном удалении покровов (Куйбышев, 1970 г.)

Степень удаления покровов семян и характер травм	Число семян, шт.	Прорастание, %				Не проросло, %	Сгнило, %
		нормальное	корешком, семядоли под эндоспермом	корешком, отодвинув эндосперм	семядолями или семядолями и гипокотилем		
Снята семенная кожура							
травмы отсутствуют	39	0	59	0	0	33	8
поцарапан или наколот эндосперм	40	0	43	0	7	15	35
Удален эндосперм с $^1/_2$ длины семядолей							
травмы отсутствуют	36	0	39	8	22	14	17
укол одной или обеих семядолей	39	0	29	13	28	2	28
Удален эндосперм с гипокотиля и корешка							
травмы отсутствуют	37	24	73	0	0	3	0
уколы на гипокотиле и корешке	31	9	33	0	6	0	52
Зародыши изолированы полностью							
травмы отсутствуют	35	100	0	0	0	0	0
уколы семядолей, гипокотиля и корешка (в разных сочетаниях)	42	71	0	0	21	5	3

Наш материал в силу небольшого объема выборки позволяет наметить лишь некоторые тенденции в характере отклонений в развитии проростков. Травмирование зародышей при частичном и полном удалении эндосперма в большинстве случаев имеет одинаковые последствия для прорастания, но в первом случае оно осложняется влиянием оставшейся части эндосперма, поэтому удобнее рассмотреть влияние травм на примере полностью изолированных зародышей.

При слабом повреждении одной семядоли наблюдались более позднее ее позеленение и отставание в развитии. Более сильные повреждения семядолей приводили к загниванию зародышей. Укол верхней части гипокотиля замедлял его рост, способствовал образованию здесь утолщения и задерживал развитие корешка. Наиболее сильные отклонения от нормального развития имели место при повреждении нижней части или всего гипокотиля: гипертрофированный рост гипокотиля без формирования корня или прорастание только семядолями.

Таким образом, нарушения в развитии проростков из травмированных зародышей оказались сходными с признаками физиологической карликовости зародышей из незрелых семян и отклонениями в прорастании зародышей при частичном удалении покровов. М. Г. Николаева, М. М. Лодкина и А. И. Ляшук (1974) используют понятие естественной и искусственной физиологической карликовости для характеристики прорастания изолированных зародышей клена татарского из покоящихся семян и стратифицированных, но обработанных ИУК. (β-индолилуксусная кислота). Они предполагают сходный механизм возникновения этих типов карликовости.

Возможно, что в нашем случае физиологическая карликовость, вызванная травмированием зародышей, относится к явлениям искусственной карликовости. Чертами их, как и при естественной карликовости, являются прорастание только семядолями, гипертрофированный рост гипокотиля, отсутствие корня или его позднее развитие. Специфический тип развития проростков из семян, лишенных только семенной кожуры или семенной кожуры и участка эндосперма с гипокотиля, — прорастание корнем без развертывания семядолей. Требуется специальное изучение причин такого прорастания.

Явления естественной и искусственной физиологической карликовости, по-видимому, трудно разграничить, так как само извлечение зародыша ставит его в искусственные условия, нарушая целостность системы зародыш—эндосперм—семенная кожура. Индуцирование карликовости различными факторами, динамичность проявления естественной карликовости заставляют с большой осторожностью подходить к оценке ее роли как основного визуального критерия физиологического покоя семян.

Выводы

1. Основную роль в продолжительности покоя семян бархата амурского играет эндосперм. Зародыши, изолированные из зрелых семян, прорастают нормально, но, по-видимому, обладают пониженной активностью, поэтому в интактных семенах они не в состоянии преодолеть сопротивление покровов.
2. Зародыши из незрелых семян дают проростки с признаками физиологической карликовости. Их способность к нормальному прорастанию увеличивается по мере созревания семян, а в лаборатории — в результате стратификации.
3. Холодная стратификация зрелых семян повышает активность зародышей и постепенно снимает тормозящее действие покровов.
4. В опытах с интактными семенами лучшее прорастание получено при двухэтапной стратификации (1 месяц при +28° и 3 месяца при +3—5°), что заставляет предполагать недостаточную дифференциацию зародыша.
5. Частичное удаление покровов у зрелых семян, а также травмирование зародышей нестратифицированных семян вызывают аномалии в характере прорастания, сходные с физиологической карликовостью зародышей из незрелых семян.

ЛИТЕРАТУРА

Веткасов В. К. (1965). Интродукция бархата амурского в лесах Татарии. Автореф. канд. дис. Казань. — Гурский В. В. (1950). Амурский бархат и его выращивание в лесах УССР. — Заборовский Е. П. (1962). Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. — Зажурило К. К. (1939). Функциональные рудименты в плодах бархата амурского. Тр. Воронежск. гос. унив., бот. отд., XI, 2. — Звиргзд А. В. (1967). Предварительная схема подготовки и посева семян деревьев и кустарников при интродукции. Бюлл. Гл. Бот. сада АН СССР, 65. — Золотникова О. Е. (1952). Разведение бархата амурского на Дальнем Востоке. В кн.: Бархат амурский, ДальНИИЛХ, Хабаровск. — Кречетова Н. В. (1964). Влияние гиббереллина на прорастание семян ясеня маньчжурского, бархата амурского, кедра корейского, липы амурской и маньчжурской. Тр. ДальНИИЛХ, 6. — Лисенков А. А., В. Г. Наумова, Н. П. Погосова. (1970). Предпосевная обработка семян древесных растений звуком. В кн.: Мат. конф. по итогам н.-и. работ. Сиб. технол. инст. лесн. хоз. Красноярск. — Нечаев А. П., Р. Н. Золотов. (1968). Морфология проростков бархата амурского. Уч. зап. Хабаровск. пед. инст. 13. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Николаева М. Г. (1974). Дополнения к классификации типов покоя. В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Реф. докл. IV Всесоюзн. совещ. Новосибирск. — Николаева М. Г. (1977). Некоторые итоги изучения покоя семян. Бот. ж., 62, 9. — Николаева М. Г., М. М. Лодкина, А. И. Ляшук. (1974). К вопросу о природе физиологической карликовости зародышей покоящихся семян. Бот. ж., 59, 1. — Овчаров К. Е. (1969). Физиологические основы всхожести семян. — Опрятная Л. Н. (1959). Опыт культивирования бархата амурского в Молдавии. Тр. Молдавск. оп. ст., 1, Кишинев. — Павлов В. М. (1953). Ускоренная стратификация семян амурского бархата. Тр. Брянск. лесохоз. инст., 6. — Погосова Н. П. (1968). Влияние бионтизации на посевные качества семян и жизнестойкость сеянцев бархата амурского. В кн.: Мат. юбил. конф. по итогам н.-и. работ. Лесн. хоз. Сиб. технол. инст. Красноярск. — Степанова И. Н., Погосова Н. П. (1967). Предпосевная обработка семян бархата амурского звуком. В кн.: Мат. межвуз. студ. конф. 1966 г. — Строна И. Г. (1966). Общее семеноведение полевых культур. — Трухановский Д. С. (1956). Ускоренная предпосевная подготовка семян бархата амурского. Сб. реф. н.-и. инст. биологии АН БССР за 1955 г. Минск. — Яганин М. Г. (1957). Тепловой способ стратификации семян смородины золотистой и бархата амурского. Лесн. хоз., 2.

Ульяновский государственный
педагогический институт
им. И. Н. Ульянова.

Получено 6 II 1978.

УДК 581.9 (571.53)

М. М. Иванова

НАХОДКИ ВО ФЛОРЕ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ (МАМСКО-ЧУЙСКИЙ РАЙОН)

M. M. IVANOVA. FINDS IN THE FLORA OF NORTH-EASTERN PART OF IRKUTSK DISTRICT (MAMSKO-CHUISKY REGION)

Приводятся сведения о распространении на территории Мамско-Чуйского района Иркутской обл. 36 видов, находящихся у северо-восточной границы распространения или редко встречающихся на территории Центральной Сибири.

Флора Мамско-Чуйского р-на Иркутской обл. была обследована нами летом 1977 г. Кроме автора, в работе принимали участие фармаколог З. Е. Старовойтова, студент Иркутского университета В. В. Зуев, а также студент Иркутского пушно-мехового техникума А. С. Соловьев. В настоящем сообщении мы приводим перечень местонахождений видов, не известных ранее к северо-востоку от Байкала или встречающихся редко на территории Центральной Сибири.[1] Выясняя распространение видов в Центральной Сибири, мы пользовались материалами Гербария имени М. Г. Попова (ЦСБС СО АН СССР, Новосибирск), критически пересмотренными авторами подготовленной к печати монографии «Флора Центральной Сибири» и отчасти литературными источниками. В ряде случаев были использованы наши сборы 1976 г. в Верхнеангарской долине, о которых мы уже сообщали (Иванова, 1978). Данные о распространении растений в соседней с нашим районом Якутии взяты из «Определителя высших растений Якутии» (1974).[2]

---

[1] Центральную Сибирь мы условно принимаем в рамках Иркутской обл., Бурятской АССР и Читинской обл.

При цитировании образцов опускаем дату сбора, а также фамилии коллекторов.

1. *Thelypteris palustris* (S. F. Gray) Schott. Ближайшее на западе местонахождение этого евросибирского вида — у оз. Иркана в Верхнеангарской долине.

Правобережье р. Витим в 15 км выше по течению от пос. Мама, топкий берег старичного озерка на низкой речной террасе, № 453.

2. *Botrychium lanceolatum* (S. G. Gmelin) Angstr. В Центральной Сибири известны изолированные местонахождения в юго-западном Прибайкалье, на южном берегу Байкала и по р. Большая Речка у подножья Баргузинского хребта. После значительного перерыва отмечен на юге Дальнего Востока (Ворошилов, 1966 : 28). Наша находка, по-видимому, наиболее северная в Сибири.

Правобережье р. Витим в 15 км выше по течению от пос. Мама (против о. Каменный), 215 м над ур. м., у западной окраины старичного озера на подорожниково-полевицевом лугу, № 474.

3. *B. multifidum* (S. G. Gmelin) Rupr. ssp. *robustum* (Rupr.) Clausen. Изолированные местонахождения известны из юго-западного Прибайкалья, южного побережья Байкала, северной части Средне-Сибирского плоскогорья (дер. Бочкарево), а также Алданского и Верхне-Ленского районов Якутии (Як., 1974 : 24). Наша находка дополняет сведения о распространении этого вида у северо-восточной окраины ареала.

Правобережье р. Витим в 15 км выше по течению от пос. Мама (против о. Каменный), 215 м над ур. м., у западной окраины старичного озера, на подорожниково-полевицевом лугу совместно с *B. lanceolatum*, № 478.

4. *Lycopodium juniperoideum* Sw. В Центральной Сибири известен из юго-западного Прибайкалья, южного побережья Байкала и долины р. Верхняя Ангара. Наши данные дополняют сведения о распространении этого дальневосточного вида у западной границы его ареала.

Долина р. Конкудера — правого притока р. Мама, берег озера Икки-Сennях, 340 м над ур. м., заросли спиреи и ив, № 1639.

5. *Isoëtes setacea* Lam. Находки в Сибири этого водного растения немногочисленны. Наши сборы из Верхнеангарской долины (Иванова, 1978) относились к северо-восточной окраине его ареала. Новая находка лежит не менее чем в 400 км к северу.

Правобережье р. Конкудера — правого притока р. Мама, 340 м над ур. м., в протоке, соединяющей оз. Икки-Сеннях с маленьким озерком, № 1748; там же, левобережье р. Конкудера, озеро на низкой речной террасе, на мелководье с илистым дном, № 1801.

6. *Scheuchzeria palustris* L. Распространена в умеренном поясе северного полушария. В Центральной Сибири отмечена в западной и южной частях Средне-Сибирского плоскогорья, по берегам Байкала и в долине р. Олекма (сел. Средняя Олекма). В Якутии встречается в устье р. Учур и в центральной ее части (Як., 1974 : 41).

Левобережье р. Лены в 18 км выше по течению от пос. Усть-Чуя, оз. Площадное, 350 м над ур. м., в зарослях осоки и мха на топком берегу озера, № 2445.

7. *Milium effusum* L. Циркумполярный вид с дизъюнкцией ареала в континентальных районах Забайкалья. Исследуемый район совпадает с северо-восточной границей распространения в Сибири. Ближайшие местонахождения на западе — по берегам Байкала, на востоке — г. Олекминск (Як., 1974 : 53).

Истоки р. Красная — правого притока р. Мама, 1100 м над ур. м., в субальпийском поясе, по берегу речки, № 1237.

---

[2] В дальнейшем ссылки на этот источник приводим сокращенно: Як.

8. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. Наши находки, по-видимому, самые удаленные на северо-востоке. Ближайшие пункты сборов в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978) и на р. Чона в Киренском р-не.

Р. Лена в 18 км выше пос. Усть-Чуя, луговая растительность в притеррасной части галечника, № 2475; р. Большая Чуя близ слияния с р. Малая Чуя, на луговом покосе, № 2198; р. Малая Чуя в 10 км выше слияния с р. Большая Чуя, 220 м над ур. м., у подножья сухого карбонатного склона, № 2253.

9. *Elytrigia aegilopoides* (Drobov) Peschkova=*Agropyron aegilopoides* Drobov=*A. gmelinii* (Trin.) Nevski. В Центральной Сибири известна с Восточного Саяна, Западного Прибайкалья и Даурии. Более близкими к нашим являются находки в Верхне-Ленском и Центральном районах Якутии (Як., 1974 : 89).

Пос. Мама, сухие участки юго-западного склона; пос. Усть-Чуя, 185 м над ур. м., остепненный сосняк на карбонатном склоне; там же, 250—300 м над ур. м., карбонатные скалы на правом берегу р. Лена, № 2353; долина р. Чуя — правого притока р. Лена в 25 км от устья, осыпь карбонатной породы, № 2053.

10. *Carex vulpina* L. Евросибирский болотный вид. В Центральной Сибири встречается на Средне-Сибирском плоскогорье. Наша находка, возможно, является самой восточной.

Пос. Усть-Чуя, 185 м над ур. м., сырые берега озера-старицы близ устья р. Чуя, № 1974.

11. *C. trautvetteriana* Kom. Отмечена на склоне к р. Лене вдали от основного ареала в высокогорьях Становою нагорья.

Пос. Усть-Чуя, 250 м над ур. м., на каменистом замшелом склоне ниже карбонатных скал, № 2278.

12. *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Плавающее растение с обширным, почти космополитическим дизъюнктивным ареалом. В Центральной Сибири известно с берегов Байкала, оз. Иркана в Верхнеангарской долине, из Чикойского р-на Бурятии и некоторых озер юга Читинской области (Флора Забайкалья, 1972 : 115). Наша находка, возможно, самая северная в Сибири.

Пос. Усть-Чуя, правобережье р. Лены в 3—4 км от поселка выше по течению, 190 м над ур. м., в старичном озерке, № 2384.

13. *Juncus stygius* L. Местонахождения в Центральной Сибири этого евразиатского вида немногочисленны. Ближайшие на востоке растения были найдены на р. Витим близ сел. Синюга и в окрестностях пос. Кропоткин, на западе — на Северо-Муйском хребте близ строящегося тоннеля БАМа.

Правобережье р. Конкудера — правого притока р. Мама, 340 м над ур. м., оз. Алысардах, в илистых мочажинах, № 1796; там же, оз. Икки-Сеннях, в мочажинах осокового болотца, № 1729.

14. *Luzula pilosa* (L.) Willd. Восточнее Байкала отмечена в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978). Наши находки отодвигают на северо-восток границу ареала этого вида.

Пос. Усть-Чуя, 185 м над ур. м., мохово-разнотравный, смешанный лес с елью, пихтой, сосной, № 2229; р. Малая Чуя в 10 км выше слияния с Большой Чуей, 228 м над ур. м., мохово-брусничный сосняк на высокой речной террасе, № 2007.

15. *Listera cordata* (L.) R. Br. Растение умеренной полосы Евразии и Северной Америки. В Сибири представлено изолированными местонахождениями. Ближайший на западе пункт сбора близ пос. Западный Портал на Северо-Муйском хребте (Иванова, 1978). Новая находка отодвигает к северо-востоку границу ареала этого вида в Сибири.

Правобережье р. Витим, хребет между р. Малая Северная и ручьем Гремучим, 800 м над ур. м., пихтовый лес с елью и шерстистой березой, высокотравный, в вершине распадка, № 574.

16. *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw. Евразиатский таежный вид. В Центральной Сибири к северо-востоку от Байкала собирался лишь в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978). Имеется также неопределенное

указание на сборы И. Г. Гмелина в 1735 г. между устьем р. Витим и Олекминском (Як., 1974 : 164).

Правобережье р. Лены в 18 км выше пос. Усть-Чуя, 350 м над ур.м., мшистый кедровник на северо-западном склоне, № 2399.

17. *Stellaria graminea* L. Евросибирский луговой вид. Ближайшее местонахождение на западе — мыс Котельниковский на Байкале. В Якутии показан как сорняк в Алданском и Колымском р-нах (Як., 1974 : 222).

Обычен на речных галечниках, по обочинам дорог и на лугах. Правобережье р. Витим в 15 км выше по течению от пос. Мама, № 475; пос. Большой Северный в 30 км от пос. Мама, № 67; пос. Нижняя Луговка, № 944; истоки р. Луговка — правого притока р. Мама, № 884; пос. Согдиондон, № 1376; р. Чуя близ слияния р. Большая Чуя и Малая Чуя, № 2193; пос. Усть-Чуя, № 1958.

18. *Spergula arvensis* L. ssp. *vulgaris* (Boenn.) O. Schwarz=*S. vulgaris* Boenn. В Центральной Сибири это сорное растение известно из Тулунского р-на Иркутской обл. и со ст. Танхой (на южном берегу Байкала). Встречается также в южных районах Якутии.

В обследованном районе торица оказалась довольно обильна на полях и залежах.

Пос. Мама, 15 км выше по течению р. Витим, 215 м над ур. м., №№ 456, 743; там же, 4 км выше по течению р. Витим, № 343; устье р. Брамья — левого притока р. Мама, № 1613; пос. Усть-Чуя, № 1991.

19. *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl. Ближайшие на западе местонахождения этого сорняка отмечены вдоль железной дороги у ст. Сосновый в окрестностях г. Иркутска, а также близ станций Мурино и Выдрино на южном побережье Байкала. Другие сборы этого вида имеются лишь с Дальнего Востока.

Пос. Мама, устье р. Черная — правого притока р. Витим, на обочине дороги, № 344; пос. Согдиондон, 640 м над ур. м., на галечном берегу реки, № 1132.

20. *Subularia aquatica* L. Обитает по сырым берегам водоемов. В Центральной Сибири обнаружен лишь на Северном Байкале (оз. Фролиха и мыс Мужинай).

Правобережье р. Конкудера — правого притока р. Мама, оз. Икки-Сеннях, 340 м над ур. м., на топком илистом берегу озера, № 1742.

21. *Sibbaldia procumbens* L. Евразиатское арктоальпийское растение. Ближайшие находки на Верхнеангарском хребте. Наши данные уточняют северную границу распространения этого вида в Центральной Сибири.

Растет в субальпийском поясе на высоте более 900 м над ур. м., в западинках, где долго залеживается снег.

Пос. Мама, горы по левому берегу р. Витим, № 706; хребет между р. Малая Северная и ручьем Гремучим, № 418; р. Колотовка — левый приток р. Витим, № 836; р. Красная — правый приток р. Мама.

22. *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gray. Данные о распространении этого евразиатского сорного вида в Центральной Сибири весьма скудные: р. Ангара у сел. Куцкая и ст. Посольск на южном берегу Байкала. Еще одно местонахождение зарегистрировано в г. Олекминске в Якутии (Як., 1974 : 351).

Пос. Усть-Чуя, сорняки на полях, № 1989.

23. *Vicia sativa* L. Сорное растение, распространенное по всему умеренному поясу северного полушария. В Сибири отмечено у ст. Посольск на южном берегу Байкала и в центральной части Якутии (Як., 1974 : 351). Пос. Усть-Чуя, сорняк на полях, № 1987.

24. *Callitriche hermaphroditica* L. Местонахождения этого водного растения в Центральной Сибири немногочисленны: г. Заярск на западе Иркутской обл., г. Иркутск, устье р. Селенга, Еравнинский р-н Бурятии и оз. Арахлей на юге Читинской обл. Ближайшие на западе находки в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978), на востоке — в южных районах Якутии (Як., 1974 : 364).

Пос. Мама, 5 км ниже по течению р. Витим, 220 м над ур. м., на илистом дне старичного озерка, № 730.

25. *Elatine hydropiper* L. Водное растение с дизъюнктивным евросибирским ареалом. В Центральной Сибири известно из Верхнеангарской долины (оз. Сикили), устья р. Селенга и оз. Ундугун из Ивано-Арахлейских озер. Наша находка является наиболее удаленной на северо-востоке.

Пос. Мама, 5 км ниже по течению р. Витим, на илистом мелководье старичного озера; пос. Усть-Чуя, 185 м над ур. м., озеро-старица в устье р. Чуя, на мелководье, № 2026.

26. *Hypericum gebleri* Ledeb. Распространен от берегов Тихого океана до Семипалатинской обл. Находки в Центральной и Западной Сибири редки. Ближайшие на западе сборы сделаны в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978), на востоке — в Алданском районе Якутии (Як., 1974 : 367).

Правобережье р. Витим в 12 км от пос. Мама ниже по течению, 215 м над ур. м., пастбище у ручья; пос. Луговка, № 1088; пос. Нижняя Луговка на р. Луговка, 500 м над ур. м., в зарослях кустарной ольхи вдоль дороги, № 932; пос. Слюдянка на левом берегу р. Мама, 245 м над ур. м., вдоль дороги, № 1584; пос. Усть-Чуя, левый берег р. Лены, на галечнике, № 2430; там же, правый берег р. Лены, на луговом покосе, № 1956.

27. *Viola acuminata* Ledeb. Дальневосточный вид. Ближайшее местонахождение относится к Верхнеангарской долине (Иванова, 1978). Новая находка также принадлежит к северо-западной части его ареала.

Пос. Усть-Чуя, разнотравный ельник с березой, на низкой речной террасе, № 2300; там же, осинник с елью разнотравно-папоротниковый, на пологом склоне к озеру-старице, № 2011.

28. *Cortusa altaica* Losinsk. Распространен от Урала до Баргузинского и Южно-Муйского хребтов Станового нагорья. Наша новая находка свидетельствует о захождении этого вида гораздо далее на северо-восток.

Правобережье р. Витим в 35 км выше по течению от пос. Мама, между устьями рек Большая Северная и Тахтыга, в ущелье ручья на замшелых камнях, № 185.

29. *Lamium amplexicaule* L. Евразиатский сорняк. В Центральной Сибири встречается редко (сел. Голоустное на Байкале, сел. Янды на западе Иркутской обл. и г. Иркутск). Отмечен в окрестностях г. Олекминска и в долине р. Индигирки (Як., 1974 : 420).

Пос. Усть-Чуя, 192 м над ур. м., на полях, № 1951.

30. *Limosella aquatica* L. Малозаметное растение сырых берегов водоемов. Местонахождения в Центральной Сибири немногочисленны и относятся к западной и южной частям Средне-Сибирского плоскогорья, южному побережью Байкала и южным районам Забайкалья.

Пос. Усть-Чуя, 182 м над ур. м., глинистый берег лужицы, № 2237.

31. *Utricularia minor* L. В Центральной Сибири показана для Восточного Саяна, берегов Байкала и западного Забайкалья. После значительного перерыва отмечена в Алданском и Центральном р-нах Якутии (Як., 1974 : 440). Для Средне-Сибирского плоскогорья приводится впервые.

Пос. Усть-Чуя, левобережье р. Лены в 18 км выше по течению, 350 м над ур. м., оз. Площадное, № 2490.

32. *Campanula dasyantha* Bieb. Вид, свойственный высокогорьям Сибири и Дальнего Востока. Наши находки относятся к долине р. Лены и низовьям ее притока Чуи и значительно удалены от основного ареала этого вида.

Пос. Усть-Чуя, правобережье р. Лены, 250 м над ур. м., крутой замшелый каменистый склон ниже карбонатных скал, № 2285; р. Большая Чуя близ слияния ее с р. Малой Чуей, 218 м над ур. м., сырой скалистый карбонатный склон к реке, одетый мхами, № 2182.

33. *Gnaphalium norvegicum* Gunn. Свойствен высокогорьям южной Сибири, на восток до Байкальского и Баргузинского хребтов. Наша находка изолирована на северо-востоке от основного ареала.

Правобережье р. Луговка, 800 м над ур. м., в субальпийском поясе, на сыром песке, № 939; истоки р. Красная — правого притока р. Мама, 1100 м над ур. м., в субальпийском поясе, на приснежной луговине с сиббальдией, № 1150.

34. *Achillea cartilaginea* L. Евросибирский луговой вид. В Центральной Сибири известен только со станции Танхой на Байкале. Ближайшие на востоке местонахождения в Центральной Якутии (Як., 1974 : 466).

Пос. Усть-Чуя, 192 м над ур. м., правобережье р. Лены, луг на низкой речной террасе, № 1942; там же, на галечнике р. Лены, № 1922.

35. *Leontodon autumnalis* L. Евразиатское луговое растение. В Центральной Сибири известно лишь с южного берега Байкала (от ст. Маритуй до ст. Мысовая). В нашем районе, возможно, появилось как заносное.

Урочище Кудимиха на правом берегу р. Витим в 5—6 км от пос. Мама ниже по течению, 220 м над ур. м., на луговой поляне у жилья, № 734.

36. *Hieracium tephrochlorellum* (Ganeschin et Zahn) Juxip. Известен из западной части Иркутской обл. и южного побережья оз. Байкал (станции Танхой, Переемная, Клюевка, Мысовая).

Пос. Усть-Чуя, 185 м над ур. м., разнотравный ельник с березой на низкой речной террасе р. Лены, № 2297.

Итак, во флоре Мамско-Чуйского района отмечен ряд редких и интересных видов. Для большей их части этот район представляет самую северо-восточную границу распространения: *Thelypteris palustris*, *Isoëtes setacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex vulpina*, *Luzula pilosa*, *Elatine hydropiper*, *Cortusa altaica* и др. Некоторые виды после обширной дизъюнкции, приходящейся на континентальные районы Забайкалья, снова появляются на Дальнем Востоке: *Botrychium lanceolatum*, *B. multifidum*, *Listera cordata*, *Milium effusum*.

Наши находки дополняют данные о распространении ряда видов, обладающих широким, но дизъюнктивным ареалом: *Juncus stygius*, *Spirodela polyrrhiza*, *Epipogium aphyllum*, *Subularia aquatica*, *Callitriche hermaphroditica*, *Limosella aquatica*, *Utricularia minor*, а также некоторых сорных видов, редко встречавшихся на территории Центральной Сибири: *Spergularia rubra*, *Spergula arvensis* ssp. *vulgaris*, *Vicia hirsuta*, *V. sativa*, *Lamium amplexicaule*, *Leontodon autumnalis*.

Из дальневосточных видов северо-западную или северную границу ареала в исследованном районе имеют *Lycopodium juniperoideum*, *Hypericum gebleri*, *Viola acuminata*.

Представляют интерес находки типичных высокогорных видов *Carex trautvetteriana* и *Campanula dasyantha* вдали от высокогорий — на склонах, понижающихся к рекам Лене и Чуе. Вслед за Н. С. Водопьяновой (1978), обнаружившей представителей высокогорной флоры в окрестностях городов Казачинск и Киренск на склонах к рекам Киренге и Лене, мы считаем эти виды реликтами ледникового периода.

В двух других случаях (*Sibbaldia procumbens* и *Gnaphalium norvegicum*) мы уточняем северную и северо-восточную границы распространения высокогорных видов в пределах высокогорий.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. (1978). Материалы к флоре бассейна Киренги и верховьев Нижней Тунгуски. В кн.: Флора Прибайкалья, Новосибирск. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Иванова М. М. (1978). Флора Верхнеангарской долины. В кн.: Флора Прибайкалья, Новосибирск. — Определитель высших растений Якутии. (1974). — Флора Забайкалья. (1972). 3.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 6 VII 1978.

УДК 582.26 (285.2) (924.16)

Н. Н. Давыдова, И. С. Трифонова

ДИАТОМЕИ ПЛАНКТОНА И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ И СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ОСАДКАХ ДВУХ РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕР КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА КАК ПОКАЗАТЕЛИ ПРОЦЕССА ЭВТРОФИРОВАНИЯ

N. N. DAVYDOVA, I. S. TRIFONOVA. DIATOMS OF PLANCTON AND BED SEDIMENTS AND CHLOROPHYLL CONCENTRATION IN SEDIMENTS OF TWO DIFFERENT TIPE LAKES OF KARELIAN ISTHMUS AS INDICATORS OF EUTROPHICATION PROCESS

Проведено сравнение состава и количественных соотношений диатомей в планктоне и поверхностном слое донных отложений (0—35 см); определено послойное содержание хлорофилла в осадках мезотрофного оз. Красное и эвтрофного озера Вишневское. Оценена скорость осадконакопления. По этим показателям установлено возрастание скорости процессов эвтрофирования на современном этапе развития озер.

В связи с усиливающимся использованием озер Карельского перешейка в хозяйственных и рекреационных целях и интенсификацией сельского хозяйства антропогенное воздействие на них в последние десятилетия приводит к эвтрофированию. Одним из перспективных подходов к изучению процесса эвтрофирования озер является детальное исследование состава диатомей и содержания хлорофилла в поверхностных горизонтах донных отложений озер (Vallentine, 1955; Edmondson et al., 1956; Stockner, Benson, 1967; Granberg, 1972; Huttonen, Tolonen, 1975; Stockner, 1975). Для постановки такого рода исследования нами выбраны два разнотипных озера (Красное и Вишневское) в центральной части Карельского перешейка, хорошо изученные в отношении фитопланктона и состава современной диатомовой флоры (Вишневская, Давыдова, 1967; Трифонова, 1979). Оз. Красное по уровню трофии относится к мезотрофному типу. Годовая первичная продукция фитопланктона достигает в нем 100—120 г С/м^2, среднегодовая биомасса его по многолетним данным — 3.8 г/м^3. Озеро Вишневское — высокоэвтрофный водоем с годовой первичной продукцией фитопланктона 230 г С/м^2 и среднегодовой биомассой 20 г/м^3. Содержание хлорофилла в среднем за вегетационный период в планктоне оз. Красное составляет 13 мг/м^3, или 91 мг/м^2, а в оз. Вишневское соответственно 65 мг/м^3, или 120 мг/м^2. Различия определяются как уровнем продуктивности фитопланктона, так и глубиной трофогенного слоя озер.

Котловина оз. Красное имеет крутые склоны и довольно плоское дно со средней глубиной 7 м, максимальной — до 14. Дно центральной части озера выстилают темно-серые тонкодетритовые илы, содержание органического вещества в которых составляет 26%, а содержание органического углерода колеблется от 2.1 до 9.8%.

Оз. Вишневское — блюдцеобразной формы с плоским дном и средней глубиной 2 м. Донные отложения его представлены зеленовато-оливковыми илами, потеря при прокаливании которых достигает 44% (Семенович, 1960).

Оба озера прошли длительный путь развития, о чем свидетельствует мощная толща иловых отложений, сформировавшаяся в их котловинах. Мощность илов по данным геологического бурения и геоакустического зондирования достигает в оз. Красное 17 м, в оз. Вишневское — 12 м (Грейсер, 1967).

В работе использована следующая методика. В центральной части озер малым стратометром Перфильева были взяты монолиты иловых отложений длиной 20—35 см, которые были заморожены и разделены на секции по 0.5 см. Каждая секция взвешивалась, 1—2 г осадка отбиралось на количественный анализ содержания диатомей. Оставшиеся образцы после обезвоживания на мембранных фильтрах экстрагировались в 90%-м ацетоне в течение 10—20 ч в темноте в холодильнике. Экстинкцию экстракта определяли на спектрофотометре СФ-4А при λ=750, 663, 645 и 630 ммк. Расчет содержания хлорофилла производили по формулам ЮНЕСКО (1966) с последующим пересчетом на сухой вес осадка. Попутно в илах на тех же горизонтах была определена влажность.

Диатомеи в планктоне озер

Озера Красное и Вишневское существенно различаются по составу диатомей фитопланктона. В оз. Красное диатомеи — преобладающая по биомассе группа в годовом цикле. Доминантом весеннего и осеннего планктона является *Melosira islandica* ssp. *helvetica* O. Müll., летом в планктоне в массе развиваются *M. granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata* и *M. distans* var. *alpigena* Grun. В 1974 г. значительного развития достигали *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea*, *Asterionella formosa* Hass., *Fragilaria crotonensis* Kitt. Суммарная численность диатомей в планктоне в течение года колеблется от 100 тыс. до 10 млн. кл./л, а среднегодовая — 1.2 млн. кл./л (рис. 1).

В оз. Вишневское диатомеи доминируют в фитопланктоне поздней осенью в период ледостава и весной, уступая в летнее время по биомассе синезеленым и пирофитовым водорослям. При этом суммарная численность диатомей достаточно высока и относительно мало изменяется в течение года. В весеннем планктоне наиболее массовый вид диатомей — *Synedra acus* (Kütz.) var. *acus*, в значительных количествах развиваются также *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müll. и *M. italica* (Ehr.) Kütz. var. *italica*, которые достигают массового развития в июне—июле, но держатся в фитопланктоне на протяжении всего года. В летнем планктоне массовыми являются также *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa* и *Synedra berolinensis* Lemm. Общая численность диатомей в фитопланктоне изменяется от 2.6 до 7 млн. кл./л (рис. 2), а среднегодовая составляет 2.3 млн. кл./л, т. е. выше, чем в оз. Красное.

Диатомеи в донных отложениях

Во всех исследованных горизонтах донных отложений были определены видовой состав и численность диатомей. Для оценки процессов эвтрофирования рассчитаны предложенные Стокнером (Stockner, 1971) процентные соотношения центрицевых (C) и бесшовных (A) планктонных диатомей, высчитано в процентах содержание диатомей алкалифилов и алкалибионтов, характеризующее pH среды (Granberg, 1972), так как антропогенное воздействие на озера приводит к сдвигу показателя pH воды озер в щелочную сторону и как следствие этого — к усиленному развитию алкалифильных групп водорослей.

В отложениях оз. Красное обнаружено 76 видов и разновидностей диатомей, доминирующий комплекс во всех горизонтах осадков представлен планктонными видами (рис. 3), причем *Melosira islandica* ssp. *helvetica* является абсолютным доминантом. Содоминанты, уступающие ей по численности, — прочие виды *Melosira*. Количественные соотношения между ними в осадках соответствуют таковым в планктоне озера. В верхнем 5-сантиметровом слое при увеличении общего содержания створок диатомей возрастает количество таких видов — показателей эвтрофирования, как *Fragilaria crotonensis*, *Stephanodiscus dubius*, а среди *Melosira* — *M. granulata*. Подсчет соотношения бесшовных и центрицевых показал, что в нижних горизонтах оно очень низкое и составляет 2—3%, тогда как в верхнем — достигает 7%, возрастая более чем в 2 раза. Для сравнения укажем, что в сильно загрязненном промышленными и бытовыми стоками оз. Пайянне в Центральной Финляндии оно доходит в поверхностном горизонте отложений до 45—60% (Granberg, 1972). Изменение индекса A/C обычно связано с возрастанием в фитопланктоне роли бесшовных диатомей — *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *F. capucina*

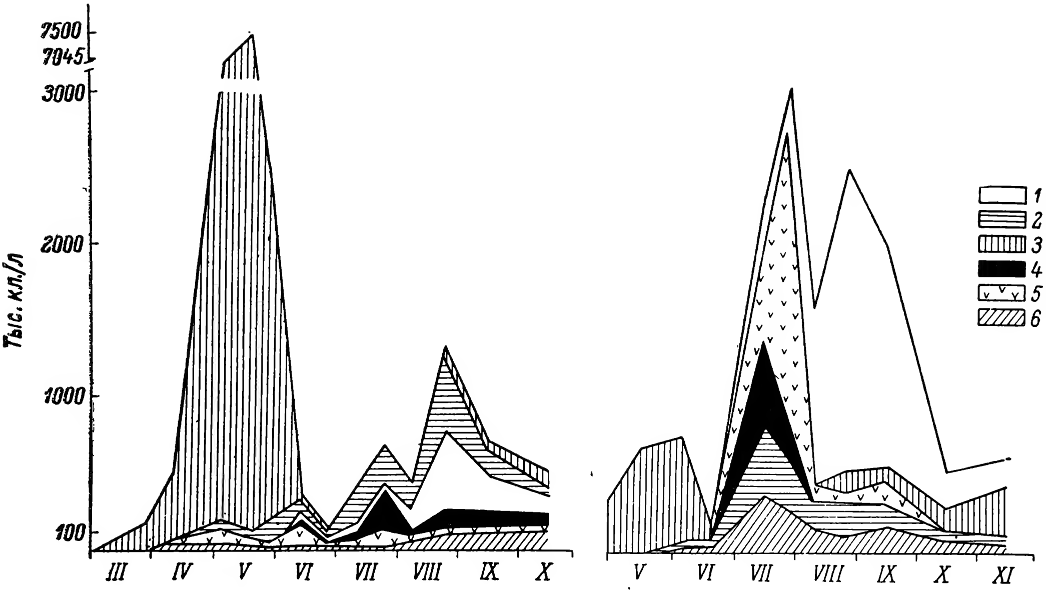


Рис. 1. Численность диатомовых водорослей в фитопланктоне оз. Красное в 1973—1974 гг. (тыс. кл./л, средневзвешенные величины):

1 — *Melosira distans* var. *alpigena* Grun., *2* — *M. granulata* var. *granulata* (Ehr.) Ralfs, *3* — *M. islandica* ssp. *helvetica* O. Müll., *4* — *Fragilaria crotonensis* Kitt., *5* — *Asterionella formosa* Hass., *6* — *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun.

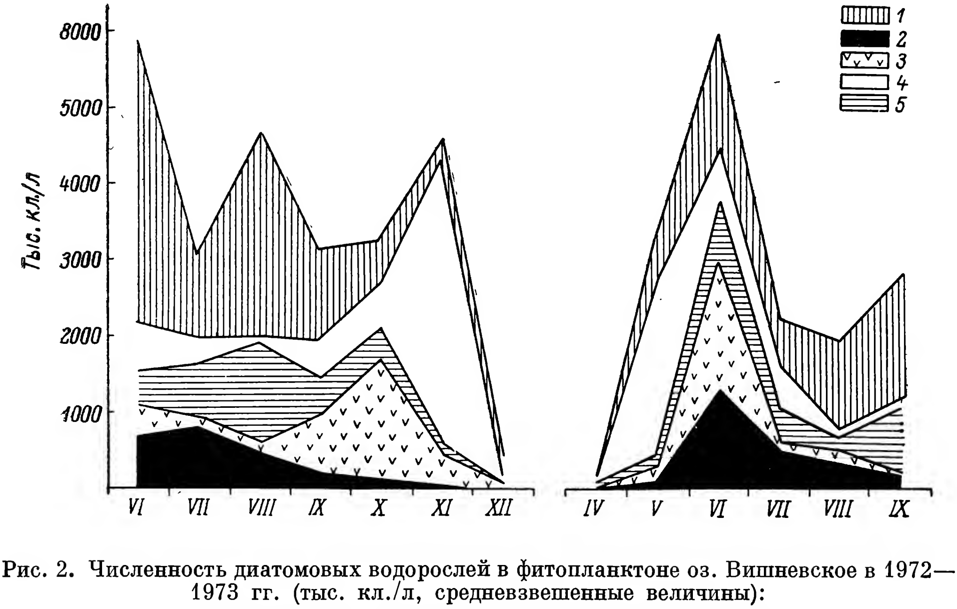


Рис. 2. Численность диатомовых водорослей в фитопланктоне оз. Вишневское в 1972—1973 гг. (тыс. кл./л, средневзвешенные величины):

1 — *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müll., *2* — *Fragilaria crotonensis* Kitt., *3* — *Asterionella formosa* Hass., *4* — *Synedra acus* Kütz., *5* — *S. berolinensis* Lemm.

с разновидностями и планктонных *Synedra*, что в последние годы отмечено в планктоне оз. Красное, но не приобрело еще больших масштабов.

Дополнительная характеристика изменения уровня трофии озера была получена путем подсчета по горизонтам осадков индексов сапробности по методу Пантле—Бука в модификации Сладечека (Унифицированные методы. . ., 1976). Они достигают в осадочной толще 1.3—1.4. В поверхностном слое величина индекса возрастает до 1.6. Как известно, в принятой системе показатели 1.5—2.5 характеризуют мезосапробную стадию озер, а 1—1.5 — олигосапробную. Следовательно, в настоящее время водоем находится в переходной стадии от олигосапробной к мезосапробной. Это подтверждается также и содержанием в осадках алкалифильных и алкалибионтных диатомей. В целом для всего монолита оно высокое и достигает 60% от общего количества створок в отложениях и имеет тенденцию к увеличению в верхнем 5-сантиметровом слое.

Обнаруженные нами изменения в составе и характере диатомовых комплексов в верхнем горизонте отложений оз. Красное показывают, что оно в недавнем прошлом перешло из олиготрофной стадии в мезотрофную, причем в период формирования верхнего 5-сантиметрового слоя процесс эвтрофирования существенно усилился.

В отложениях оз. Вишневское было найдено 113 видов и разновидностей диатомей. Абсолютным доминантом во всех горизонтах осадков является *Melosira ambigua* (рис. 4). Как известно (Holland, 1968), этот вид характерен для мезотрофных водоемов и хорошо переносит условия эвтрофирования. Субдоминанты, накапливающиеся в меньших количествах, — *M. italica*, *M. granulata*, а также *Synedra berolinensis* и *Fragilaria crotonensis* — виды, характерные для водоемов, находящихся в условиях антропогенного эвтрофирования. Сравнение состава диатомей в осадках и в фитопланктоне озера показало, что если количественные соотношения видов *Melosira* в отложениях соответствуют таковым в планктоне, то тонкопанцирные планктонные диатомеи из группы пенатных — представители родов *Fragilaria*, *Synedra*, а также *Asterionella formosa* — накапливаются в отложениях в существенно меньших количествах, чем развиваются в планктоне озера. По всей видимости, это является следствием целого ряда природных особенностей оз. Вишневское, связанных с его эвтрофированием. В летнее время в условиях мелководного гомотермного водоема, находящегося в состоянии постоянного ветрового перемешивания, бурное развитие фитопланктона, носящее характер «цветения», приводит к сдвигу активной реакции среды в щелочную сторону; pH воды возрастает до 9.4, что создает предпосылки для усиленного растворения створок диатомей, в первую очередь — обладателей тонких панцирей. Тем не менее, несмотря на наличие явлений растворения створок планктонных диатомей, индекс Стокнера, т. е. отношение A/C, в отложениях оз. Вишневское на порядок выше, чем в оз. Красное и составляет 17—35%, причем более высокие показатели приурочены к верхнему 10-сантиметровому слою.

Индексы сапробности, рассчитанные для исследованных горизонтов отложений, оказались довольно низкими: 1.43—1.66; при этом более высокие показатели отмечены в верхнем 5-сантиметровом слое. Содержание диатомей алкалифилов и алкалибионтов в осадках оз. Вишневское существенно выше, чем в оз. Красное, и составляет 78—90% от общего количества створок.

Вышеприведенные данные показывают, что оз. Вишневское достаточно длительное время находилось в эвтрофной стадии развития, причем темп эвтрофирования возрастает вверх по разрезу отложений.

Содержание хлорофилла

Содержание хлорофилла «а» в осадках в целом соответствует распределению количества створок диатомей (рис. 3, 4).

В оз. Красное содержание хлорофилла в верхнем 5-сантиметровом

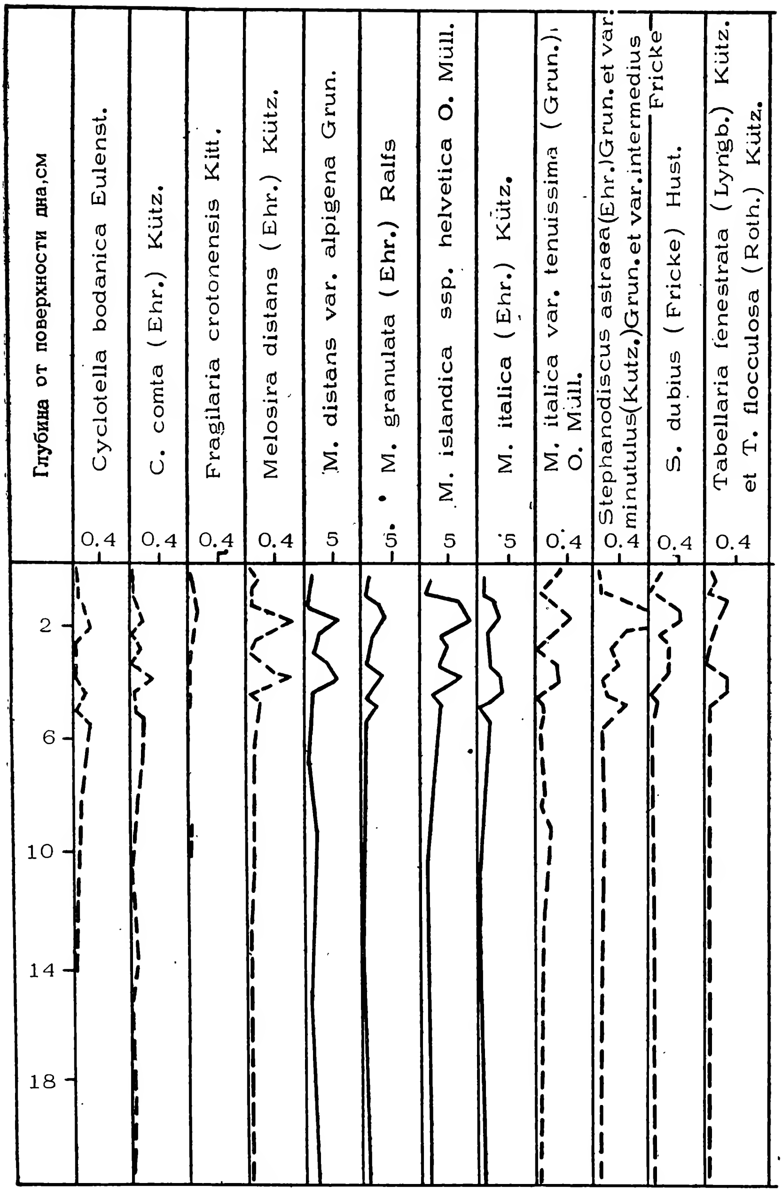


Рис. 3. Распределение диатомовых водорослей и хлорофилла «а» в поверхностном слое донных отложений оз. Красное.

Цифры под названием видов означают количество створок (млн./г сухого осадка), *сплошными* линиями показаны доминирующие виды, *пунктирными* — обильные.

слое составляло до 300 мкг на 1 г сухого осадка. Оно оставалось довольно высоким (до 80 мкг) на горизонте 6 см и затем постепенно снижалось от 65 мкг на 8 см до 22 мкг на глубине 20 см.

В оз. Вишневское содержание хлорофилла в осадках было в целом значительно выше, чем в оз. Красное. В верхнем 5-сантиметровом слое оно достигало 500 мкг хлорофилла «а» на 1 г сухого осадка и оставалось очень высоким: до 300—350 мкг на горизонте 7 см. Постепенное снижение содержания хлорофилла происходило с горизонта 8 см, где оно составляло 200 мкг, и оставалось приблизительно постоянным до 12 см. Ниже оно постепенно снижалось: 180 мкг на горизонте 13—14 см, 150—100 на горизонтах 16—18 см, 80 на 20 см и 56 мкг на 30 см.

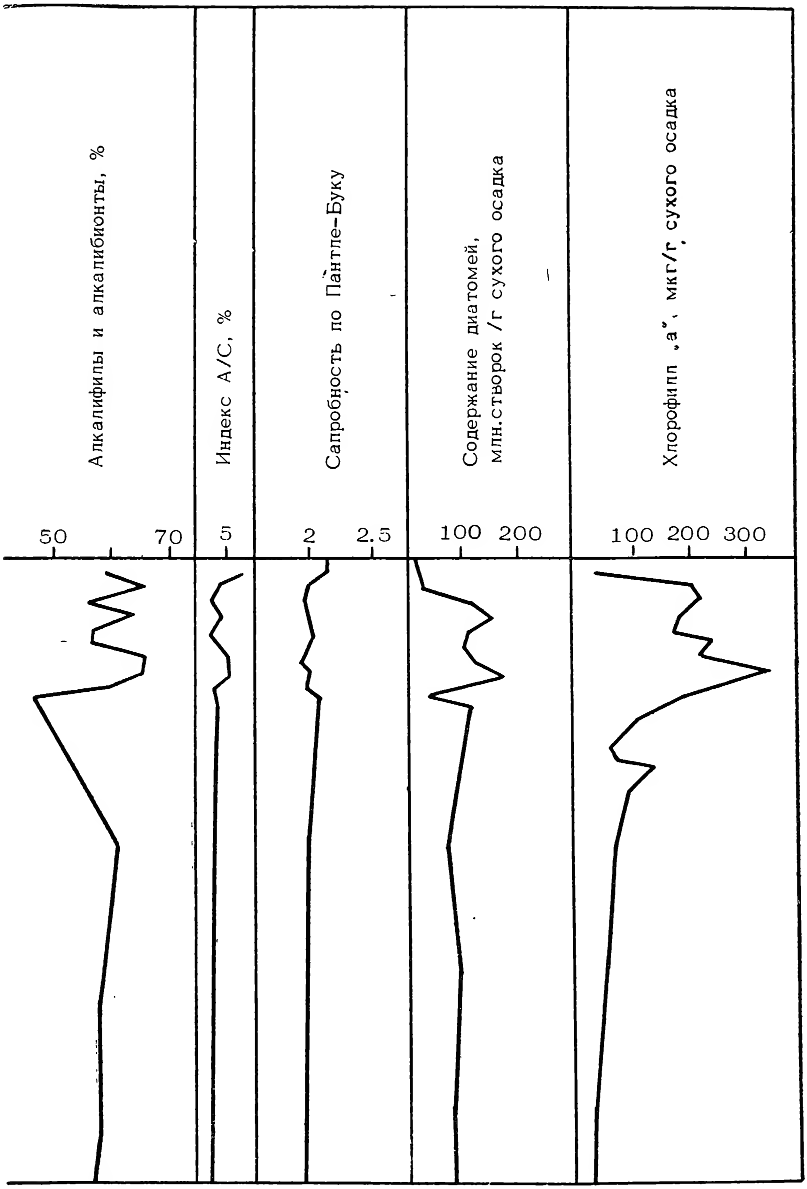


Рис. 3 (*продолжение*).

Полученные нами величины содержания осадочного хлорофилла в донных отложениях озер Карельского перешейка вполне сравнимы с данными по другим озерам. Так, в верхнем 20-сантиметровом слое донных отложений эвтрофного оз. Миколайское (Польша) содержалось до 300 мкг хлорофилла «а» на 1 г сухого осадка (Czeczuga, 1965), в эвтрофном оз. Ловоярви (Финляндия) — до 200 мкг (Huttonen, Tolonen, 1975), а в гиперэвтрофном оз. Кольно (Польша) — до 800 мкг хлорофилла «а» на 1 г сухого осадка (Czeczuga, Golebiewski, 1966).

При сравнении с этими данными очевидно, что изменение содержания хлорофилла в верхних 5-сантиметровых донных отложениях оз. Красное отражает переход озера в эвтрофное состояние. Если ориентировочно считать границей олиготрофной и эвтрофной стадий озера содержание хлорофилла 100 мкг/г сухого осадка, то в оз. Вишневское эта граница располагается на горизонте 20 см, т. е. это озеро вступило в эвтрофную фазу значительно раньше оз. Красное.

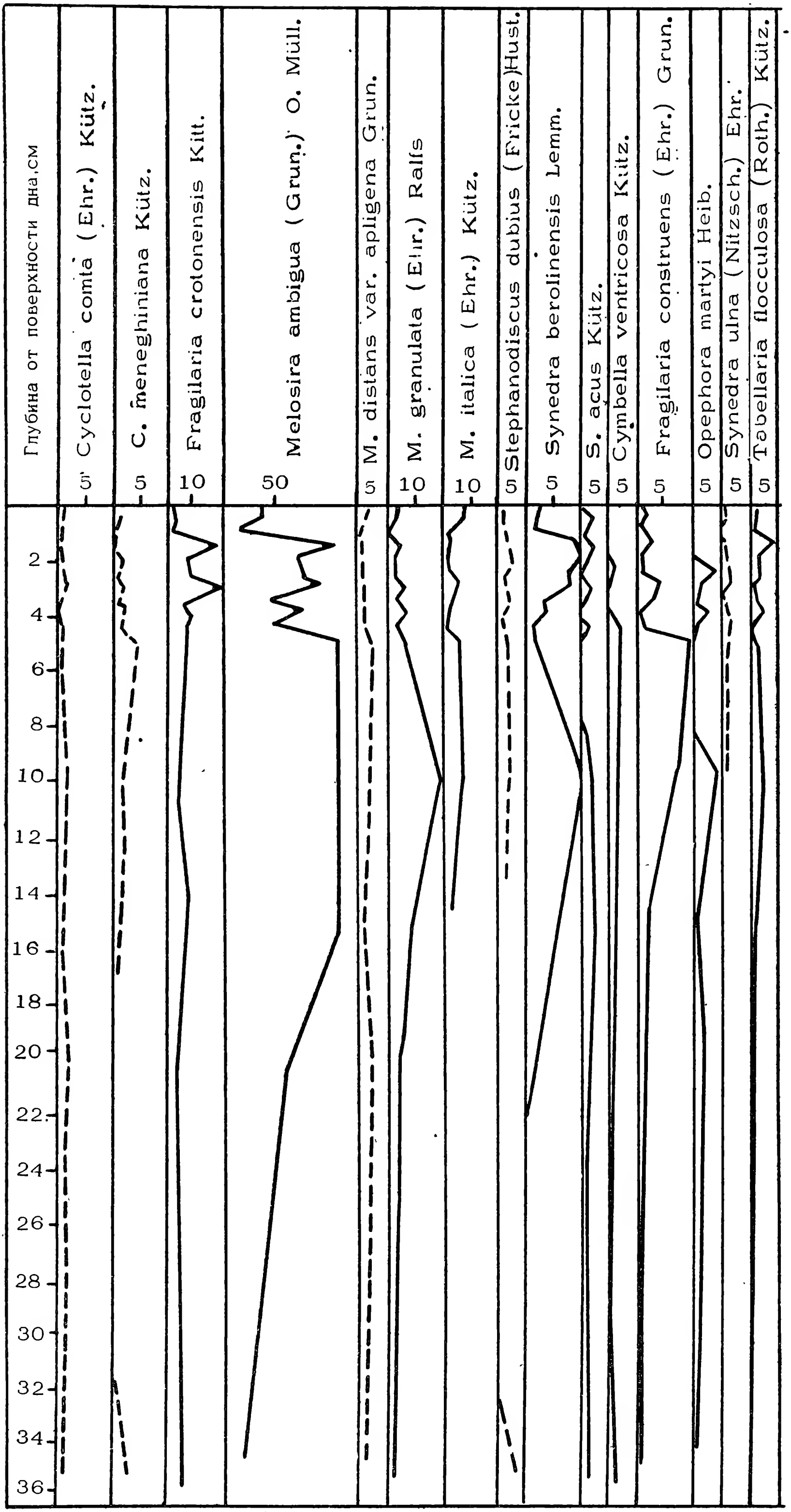


Рис. 4. Распределение диатомовых водорослей и хлорофилла «а» в поверхностном слое донных отложений оз. Вишневского.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

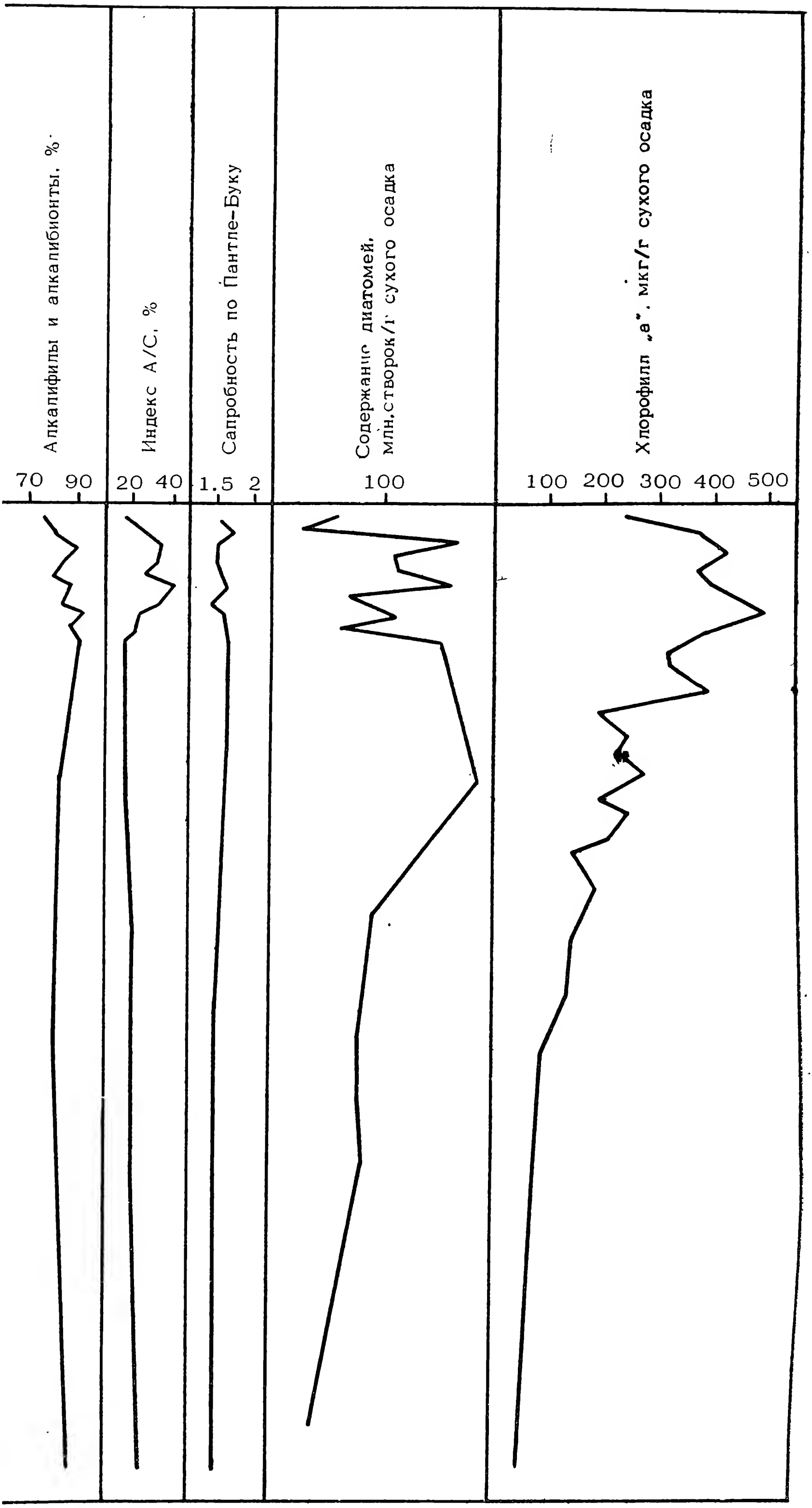


Рис. 4 (*продолжение*).

Оценка скорости осадконакопления и времени образования исследованных горизонтов отложений

Первая прикидка темпа седиментации илов была сделана Е. Грейсером (1967) по результатам геологического бурения в озерах Красное и Вишневское. Было установлено, что средняя скорость илонакопления в оз. Красное составляет 2.1 мм в год, а в оз. Вишневское — 1.5 мм. Такая прикидка дает очень условную величину прироста илов в год, так как не учитывает процесса уплотнения илов в диагенезе, а также изменений природной обстановки, усиливающегося антропогенного воздействия на растительный и почвенный покров и характер стока в озера. В настоящее время воздействие человека сказывается и непосредственно на водную массу озер. В данном исследовании особенно большой интерес представляет определение возраста, или, что то же самое, темпа осадконакопления, верхнего слоя отложений, где наиболее ярко выражены процессы антропогенного эвтрофирования. Не располагая данными для определения абсолютного возраста осадков, мы сделали попытку оценить его косвенным путем по методу, предложенному Стокнером (Stockner, 1975). Нами с достаточной точностью была определена суммарная численность створок диатомей в верхнем 5-сантиметровом слое отложений, которая составила для оз. Красное $37 \cdot 10^6$ кл./см^2. Среднегодовая численность диатомей в его фитопланктоне — $1.2 \cdot 10^6$ кл./л, или $8.4 \cdot 10^6$ кл./см^2 (в слое 0—7 м). Годовая продукция клеток диатомей при оборачиваемости фитопланктона 33 (Трифонова, 1979) составит $28 \cdot 10^6$ кл./см^2 в год.

По литературным данным, ежегодное поступление створок диатомей в донные отложения за счет седиментации составляет около 5% их годовой продукции (Stockner, 1975; Parker, Edington, 1976). Для оз. Красное рассчитанная таким путем величина равна $1.4 \cdot 10^6$ кл./см^2 в год. Сопоставив величину годового поступления створок диатомей с их содержанием в осадках, получаем, что время образования верхних 5 см донных отложений — 26 лет, а темп седиментации — 1.9 мм/год.

В осадках оз. Вишневское, как было показано ранее, количественные соотношения доминирующих видов фитопланктона нарушены вследствие растворения в водной массе створок нескольких тонкопанцирных диатомей что делает невозможным применить методику, предложенную Стокнером. Для расчета темпа седиментации нами учитывались не все доминирующие в планктоне формы, а только представители рода *Melosira*, хорошо сохраняющиеся в осадках. Установлено, что в верхних 5-и см отложений содержалось $15 \cdot 10^6$ кл./см^2. Суммарная продукция *Melosira* в планктоне составляет 14 млн·кл./см^2 в год (для слоя 0—2 м). Поступление клеток *Melosira* в осадки (5% их годовой продукции) равно $0.7 \cdot 10^6$ кл./см^2 в год. Отсюда, слой в 5 см образовался за 20 лет ($15 \cdot 10^6 : 0.7 \cdot 10^6$), а темп седиментации в озере равен примерно 2.5 мм/год.

Полученные нами расчетным путем величины представляются близкими к реальным. Темп седиментации в эвтрофном оз. Вишневское оказался выше, чем в мезотрофом оз. Красное, что согласуется с данными, приводимыми Стокнером для ряда озер Северной Америки (Stockner, 1975). Темп седиментации для этих озер изменяется от 0.8 до 4.5 мм/год, причем минимальные величины получены для олиготрофных озер а максимальные — для эвтрофных.

ЛИТЕРАТУРА

Вишневская Е. М., Н. Н. Давыдова. (1967). История озера Красного (Карельский перешеек) по данным диатомового анализа. В кн.: История озер Северо-Запада. Л. — Грейсер Е. Л. (1967). Озерные котловины Карельского перешейка. В кн.: История озер Северо-Запада. Л. — Семенович Н. И. (1960). Исследование химического обмена между дном и водной массой озера. Тр. Лаб. озероведения, XI. Л. — Трифонова И. С. (1979). Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л. — Унифицированные методы исследования качества вод. (1975). III. Методы биологического анализа вод. — Czeczuga B. (1965). Quantitative changes in sedimentary chlorophyll in the bed sediment of the Mikolajski Lake during the Post-Glacial Period. Schweitz. Zeitschr. für Hydrologie, 27 (1). — Czeczuga B., Z. Golebiewski. (1966). History of Kolno Lake as revealed bythe bed sediments. Schweitz. Zeitschr. für Hydrologie, 28 (2). — Edmondson W. T., G. C. Anderson, D. R. Peterson. (1956). Artificial eutrophication of lake Washington. Limnol. a. Oceanogr., 1. — Granberg K. (1972). The diatom successions in the recent sediments and the eutrophication of Ristiseikä, lake Päijänne, Central Finland. Aqua Fennica. — Holland R. E. (1968). Correlation of *Melosira* species with trophic conditions in Lake Michigan. Limnol. a. Oceanogr., 13. — Huttonen P., K. Tolonen. (1975). Human influence in the history of lake Lovojärvi, S. Finland. Finskt Museum, Helsinki. — Parker J. I., D. N. Edington. (1976). Concentration of diatom frustules in Lake Michigan sediment cores. Limnol. a. Oceanogr., 21. — Scor-UNESCO. (1966). Determination of photosyntetic pigments in sea-water. Monographs on oceanographie methodology, 1. Paris. — Stockner J. G. (1971). Preliminary characterization of lakes in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario, using diatom occurences in sediments. J. Fish. Res. Board Can., 28, (2). — Stockner J. G. (1975). Phytoplankton heterogenety and paleolimnology of Babine Lake, British Columbia, Canada. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19. — Stockner J. G., W. W. Benson. (1967). The succession of diatom assamblages in the recent sediments of lake Washington. Limnol. a. Oceanogr., 12. — Vallentine J. R. (1955). Sedimentary chlorophyll determination as a paleobotanical method. Canad. J. Bot., 33.

Институт озероведения АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VI 1978.

УДК 581.9 (234.850)

М. М. Сторожева

АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ ВО ФЛОРЕ КЫТЛЫМСКИХ ГОР (УРАЛ)

M. M. STOROZHEVA. ADVENTITIOUS PLANTS IN THE FLORA OF THE KYTLYM MOUNTAINS (URALS)

Приведены данные о встречаемости адвентивных растений в северной части Среднего Урала (Кытлымское гнездо гор). Здесь обнаружено 74 вида растений, не свойственных данной территории. Бо́льшая часть из них представлена сорняками (рудеральные, сорно-полевые, лугово-пастбищные и т. д.).

При исследовании флоры Кытлымского гнезда гор (Конжаковский, Тылайский, Серебрянский, Сухогорский, Семичеловечий, Косьвинский, Павдинский и Ощий Камни, Перевальный хребет, горы Колпак и Катышерская) нами обнаружено много адвентивных растений, не свойственных естественному растительному покрову этой территории. Выделение адвентивного элемента флоры Кытлымских гор проведено на основании многолетних исследований автора; использованы также литературные данные по Среднему Уралу (Лепехин, 1814; Крылов, 1881; Игошина, 1931, 1966; Говорухин, 1937; Хребтов, 1941). Наиболее насыщена ими растительность лесного пояса, особенно около пос. Кытлым, и участки, бывшие под постройками временных поселков: Южный, Юдинский, Северный, Катышер, Верхний Катышер, Серебрянка, Усть-Тылай и Лобва. Некоторые растения, особенно рудеральные, образовав сплошные заросли, почти полностью вытеснили аборигенную растительность. На участках севернее пос. Кытлым, бывших в 50—60-е годы текущего столетия под посевами зерновых культур, внедрились сорно-полевые виды. Небольшая группа адвентивных растений проникла по тропам и прибрежным галечникам в субальпийский пояс, и только единичные виды занесены в пределы горно-тундрового пояса (вероятно, туристами и охотниками).

Ниже даем список обнаруженных в Кытлымских горах адвентивных видов растений, располагая их в списке по системе Энглера.

Equisetum arvense L. Обычный вид незадернованных рыхлых субстратов. В Кытлыме растет по берегам р. Лобвы и ее притоков, на отвалах горных выработок. Встречается и в горной тундре.

Dactylis glomerata L. Европейское растение. Обнаружено всего в двух местах: на дороге в бывший пос. Усть-Тылай и на дороге на восточном склоне Сосновского перевала. Вероятно, занесено с территории Предуралья.

Elytrigia repens (L.) Desv. Сорняк. Встречается здесь в огородах, на отвалах горных выработок, около дорог.

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. На территории Кытлыма обнаружена всего в двух местах: в обводненных придорожных канавах южнее пос. Кытлым и севернее бывшего пос. Серебрянка у дороги в г. Карпинск.

Poa annua L. Сорняк. В изучаемом районе растет по улицам поселка, на отвалах горных выработок, в огородах, по дорогам. По горным тропам заходит в пределы субальпийского пояса.

Phleum phleoides (L.) Karst. Лесостепной вид. Обнаружен только на отвалах горных выработок, около старинной дороги западнее бывшего пос. Северный и также на полузаросших отвалах около пос. Сухогорский Завод.

Puccinellia hauptiana (Trin. ex V. Krecz.) Kitagawa. Сибирское растение. Обнаружено один раз около ручья выше границы леса на крутом восточном склоне вершины горы Косьвинский Камень. Вероятно, занесено туристами.

Urtica dioica L. Сорняк. Значительные заросли наблюдаются на усадьбах около домов, на мусорных местах, по улицам около изгородей и по окраинам тротуаров.

Urtica urens L. Как и предыдущий вид является в основном рудеральным сорняком. Растет здесь преимущественно в огородах, на мусорных местах.

Polygonum aviculare L. Сорняк. Встречается повсюду: по улицам пос. Кытлым, в огородах, на отвалах горных выработок, по дорогам.

Polygonum convolvulus L. Сорняк. Обнаружен в посеве овса севернее пос. Кытлым и на обочине дороги между поселками Кытлым и Усть-Тылай.

Polygonum scabrum Moench. Сорняк. Собран в посеве овса севернее пос. Кытлым и на луговой дороге на восточном склоне горы Катышерская.

Polygonum nodosum Pers. Сорняк. Крылов (1881) указал на нахождение его около пос. Сухогорский Завод.

Rumex acetosella L. Обнаружен в посеве овса. Встречается также на отвалах горных выработок и в огородах.

Rumex stenophyllus Ledeb. Пустынно-степной сорняк поливных культур. В Кытлыме обнаружен только в одном месте: в посеве овса севернее пос. Кытлым. Очевидно, занесен с семенами зерновых культур.

Rumex crispus L. Сорняк окраины полей. Обнаружен в нескольких местах: на окраине поля, на щебнистых отвалах горных выработок в долине р. Тылай, около бывшего пос. Серебрянка, на обочине дороги ниже бывшего пос. Юдинский, на старой дороге на западном склоне горы Колпак.

Chenopodium album L. Сорняк. Чаще всего встречается в огородах. Обнаружен также в посеве овса.

Cerastium holosteoides Fries. Сорняк. Собран несколько раз на отвалах горных выработок в окрестности пос. Кытлым и на галечниках речек в субальпийском поясе.

Silene vulgaris (Moench) Garcke. Сорняк. Обнаружен в посеве овса севернее пос. Кытлым и на заброшенной усадьбе бывшего пос. Северный.

Spergula sativa Boenn. Сорняк. Обнаружен в посеве яровых культур севернее пос. Кытлым.

Stellaria media (L.) Сорняк. В пос. Кытлым встречается часто по огородам, в палисадниках около домов и около заборов.

Fumaria officinalis L. Сорняк. Обнаружен только один раз в посеве зерновых культур севернее пос. Кытлым.

Arabis pendula L. Сорняк. Указан Крыловым на берегу р. Лобвы недалеко от горы Конжаковский Камень.

Barbarea stricta Andrz. Сорняк. Обнаружен на отвалах горных выработок в долинах речек Тылай и Северный Кытлыменок.

Brassica campestris L. Сорняк. Обнаружен единственный раз в посеве овса севернее пос. Кытлым.

Bunias orientalis L. Сорняк. Собран на старых отвалах горных выработок около пос. Сухогорский Завод.

Capsella bursa-pastoris (L.) Medic. В пос. Кытлым встречается часто в огородах, по улицам, по дорогам. Обнаружен также в посеве овса.

Erysimum cheiranthoides L. Евразиатский сорняк. Обнаружен в посеве яровых культур севернее пос. Кытлым.

Neslia paniculata (L.) Desv. Сорняк. Обнаружен однажды на полузаросших отвалах горных выработок около пос. Сухогорский Завод.

Raphanus raphanistrum L. Сорняк. Обнаружен в посеве овса севернее пос. Кытлым.

Rorippa palustris (L). Bess. Плюризональное полусорное и прибрежное растение. Собрано на отвалах горных выработок в долинах речек и на влажных дорогах.

Thlaspi arvense L. Сорняк. Обнаружен в посеве яровых культур севернее пос. Кытлым.

Turritis glabra L. Сорняк. Обнаружен на галечнике речки Тылай и на дороге западнее пос. Кытлым.

Geum urbanum L. Преимущественно рудеральный вид. В пос. Кытлым обнаружен на усадьбе бывшего пос. Северный.

Potentilla anserina L. Сорняк. Встречается часто по улицам поселков, по дорогам и отвалам горных выработок.

Potentilla inclinata Vill. (*P. canescens* Bess.). Сорняк. Обнаружен на выгоне по левому берегу р. Лобвы у восточной окраины пос. Кытлым и на обочине дороги восточнее кордона «Кушвянка».

Potentilla goldbachii Rupr. Обнаружен один раз в лесном поясе на обочине старой заброшенной дороги на западном склоне Перевального хребта.

Potentilla norvegica L. Евразиатский сорняк. Обнаружен на заброшенных усадьбах бывших поселков Северного, Серебрянки и Усть-Тылай, а также в посеве яровых культур севернее пос. Кытлым.

Vicia hirsuta (L). S. F. Gray. Сорно-полевое растение. Крыловым указано около пос. Сухогорский Завод.

Trifolium lupinaster L. Азиатский лесостепной и бореальный вид. Указан Лепехиным (1814) около горы Павдинский Камень. В хребтовой полосе нами нигде не обнаружен.

Trifolium repens L. Луговой сорняк. В пос. Кытлым встречается по дорогам и улицам.

Polygala amarella Crantz. Европейский вид, почти не заходит за хребет. В пос. Кытлым обнаружен только в одном месте — у дороги ниже бывшего пос. Юдинский, что нами уже отмечено (Сторожева, 1971).

Viola tricolor L. Полусорный европейский вид. Заходит в посевы культур. Любит рыхлые удобренные почвы. Растет в огородах, в остожьях, по окраинам полей. В пос. Кытлым обнаружен в двух местах: на заброшенной усадьбе бывшего пос. Северный и на отвалах горных выработок около бывшего пос. Усть-Тылай. Занесен из Предуралья.

Primula macrocalyx Bunge. Субальпийский алтайско-азиатский вид. Обнаружен только в одном месте на обочине лесной дороги на восточном склоне Перевального хребта. Несомненно занесен с территории южной тайги Зауралья.

Androsace turczaninovii Freyn. Степной вид. Обнаружен на уступе скалы Северной Ёвской сопки на перевале горы Конжаковский Камень, о чем уже нами сообщалось (Сторожева, 1971). Появление его здесь вдали от северной границы своего ареала весьма загадочно.

Lappula squarrosa (Retz.) Dum. Сорняк. В пос. Кытлым собран в посеве яровых культур севернее поселка и на щебнистых отвалах около пос. Сухогорский Завод.

Dracocephalum thymiflorum L. Сорняк. Обнаружен около пос. Сухогорский Завод на отвалах горных выработок.

Galeopsis speciosa Mill. Сорняк. Собран на старой залежи вблизи бывшего рудника выше оз. Спайское и на старой вырубке на южном склоне горы Катышерской.

Galeopsis tetrahit L. Европейское растение, засоряющее посевы яровых культур. Встречается в огородах пос. Кытлым.

Lamium album L. Полусорный неморально-бореальный вид. Обнаружен на заброшенной усадьбе бывшего пос. Северный, в остожье на лугу в долине р. Косьвы выше бывшего пос. Усть-Тылай, на берегу р. Катышер на месте снесенных бараков бывшего пос. Верхний Катышер, на берегу речки Восточный Катышер и в огородах пос. Кытлым.

Lamium amplexicaule L. Сорняк. Встречается в огородах пос. Кытлым.

Lamium purpureum L. Собран на вырубке около пня в долине р. Косьвы выше бывшего пос. Усть-Тылай.

Stachys palustris L. Обнаружен в посеве овса севернее пос. Кытлым. Занесен с семенами культур.

Linaria vulgaris Mill. Европейский сорняк. Собран на щебнистых отвалах горных выработок около бывшего пос. Северный.

Rhinanthus minor L. Европейский луговой сорняк заходит в Западную Сибирь. Имеет тенденцию к продвижению на восток. Обнаружен в нескольких местах: на лугах, выгоне и на дорогах вблизи пос. Кытлым и бывшего пос. Усть-Тылай.

Veronica teucrium L. Лугово-лесной европейский вид, заходящий в Западную Сибирь. В пос. Кытлым обнаружен один раз на щебнистых отвалах у пос. Сухогорский Завод.

Plantago major L. В пос. Кытлым встречается часто по дорогам, выгонам, реже на лугах.

Galium mollugo L. Европейский луговой и полевой сорный вид. В пос. Кытлым обнаружен на старых полузаросших отвалах горных выработок около пос. Сухогорский Завод.

Galium spurium L. Сорняк. Обнаружен один раз в посеве овса севернее пос. Кытлым. Занесен с семенами культур.

Adenophora liliifolia (L.) Bess. Обнаружен в фазе цветения на прогалине в пихтово-еловом лесу на западном склоне горы Сухогорский Камень.

Arctium tomentosum Mill. Широко распространенный сорняк, преимущественно обитатель мусорных мест, огородов, обочин дорог. Обнаружен в вегетативном состоянии на заброшенной усадьбе бывшего пос. Лобва и около гаража в пос. Кытлым. В последнее время расселился по огородам и мусорным местам пос. Кытлым.

Artemisia armeniaca Lam. Южносибирский лесостепной вид. Крылов указал на нахождение его в нижней части восточного склона горы Семичеловечий Камень. Заносное.

Artemisia sieversiana Willd. Степной и лесостепной вид. Как сорняк заходит в посевы культур. Обнаружен в посеве овса севернее пос. Кытлым и около полуразвалившегося домика бывшего пос. Юдинский.

Cardиus crispus L. Сорняк. Обнаружен на луговой дороге севернее пос. Кытлым и на вырубках около дороги в Карпинск вблизи пересечения ею речки Йов (Ёв).

Centaurea cyanus L. Сорняк. В пос. Кытлым обнаружен только в посеве овса севернее поселка. Занесен с семенами культур.

Cirsium arvense (L). Scop. Сорняк. Встречается в огородах пос. Кытлым.

Crepis tectorum L. Евразиатский лесной и степной сорняк. Обнаружен на щебнистых отвалах около пос. Сухогорский Завод и в долине речки Лобвы у восточной окраины пос. Кытлым.

Erigeron acris L. Сорняк. Обнаружен на лесной дороге западнее пос. Кытлым. Крылов указал на нахождение его под горой Конжаковский Камень.

Inula britannica L. Распространен в лесостепной, степной и полупустынной зонах. В пос. Кытлым заносный. Обнаружен цветущим один раз около дороги у кордона «Кушвянка».

Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb. Североамериканский сорняк. В пос. Кытлым встречается в огородах, на улицах. Обнаружен также на месте заброшенной усадьбы у бывшего пос. Северный и в посеве овса.

Saussurea parviflora (Poir.) DC. Сибирский лесостепной полуболотный вид. Крылов указал на его нахождение около пос. Сухогорский Завод.

Senecio vulgaris L. Сорняк. Изредка встречается в огородах. Обнаружен также в посеве овса севернее пос. Кытлым.

Sonchus arvensis L. Злостный сорняк. В пос. Кытлым встречается в огородах. Обнаружен также в посеве яровых культур севернее поселка.

Tussilago farfara L. Среднеазиатско-сибирско-европейский эрозиофил. Заходит иногда в горную тундру. В пос. Кытлым обнаружен на галечнике р. Чернушки около тропы, у р. Серебрянки 2-й, на заболоченном берегу оз. Спайского, на берегу р. Катайки и в субальпийском поясе на щебнистых наносах р. Восточный Катышер.

Помимо вышеописанных растений, нами обнаружены на дунитах горы Косьвинский Камень *Euphrasia altaica* Serg. и *Thalictrum altaicum* (Schischk.) Serg. (Сторожева, 1971), числящиеся эндемиками Алтая. В отношении их пока трудно решить, являются ли они здесь заносными, или же уральское местонахождение — остаток разобщенного более обширного сибирского арела.

Анализ адвентивных растений во флоре Кытлымских гор показал, что из 74 произрастающих здесь видов 55 являются типичными сорняками и только 19 луговые, лесостепные, лесолуговые и др.

ЛИТЕРАТУРА

Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Игошина К. Н. (1931). Высокогорная растительность Среднего Урала. — Игошина К. Н. (1966). Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.—Л. — Крылов П. Н. (1881). К флоре Пермской губернии. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., IX, 6. — Лепехин И. И. (1814). Дневные записки путешествия Ивана Лепехина, академика и медицины доктора, по разным провинциям Российского государства в 1771 г., ч. III. СПб. — Сорные растения СССР. (1934), I; (1935), II, III, IV. — Сторожева М. М. (1971). К познанию флоры Кытлымских гор (Урал). Бот. ж., 56, 2. — Хребтов А. А. (1941). Полезные и вредные растения Урала.

Свердловск.

Получено 30 V 1978.

УДК 58.04 : 582.475

Н. И. Лайранд, Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ПРИРОСТ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ *PINUS SYLVESTRIS (PINACEAE)* В РАЙОНЕ г. БРАТСКА

N. I. LAIRAND, N. V. LOVELIUS, A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. EFFECT OF ANTHROPOGENIC INFLUENCES ON THE ACCRETION OF *PINUS SYLVESTRIS (PINACEAE)* IN THE BRATSK REGION

По данным о приросте годичных колец деревьев выявлены ритмы внутривековых изменений природных условий. Показано соотношение изменений прироста годичных колец от года к году и в многолетнем ходе. Установлено, что наиболее чувствительными к антропогенным воздействиям являются отдельные деревья и древостои в период минимумов внутривековой изменчивости прироста сосны, а при совпадении дат экстремумов внутривекового и погодичного минимального прироста происходит их гибель. Результаты анализа метеорологических данных показали, что наиболее тесная связь прироста деревьев наблюдается с гидротермическим коэффициентом по Селянинову.

В последнее время все чаще для количественных оценок антропогенных воздействий на окружающую среду используются данные по при-

ТАБЛИЦА 1

Серия годичных колец *Pinus sylvestris* (мм) контрольных насаждений

Годы	1780	1790	1800	1810	1820	1830	1840	1850	1860	1870	1880	1890	1900	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970
0		1.58	1.94	1.24	1.02	0.94	0.85	0.73	0.90	0.94	0.82	0.51	0.79	1.12	1.12	1.46	1.32	0.81	0.61	0.63
1		1.23	1.94	1.22	1.11	0.87	0.84	0.70	0.92	0.94	0.94	0.54	0.68	1.21	1.00	1.44	1.29	0.78	0.79	0.81
2	1.38	1.43	2.00	1.34	1.08	0.87	0.86	0.73	0.91	0.85	0.95	0.48	0.74	1.21	1.08	1.48	1.23	0.78	0.92	0.68
3	1.51	1.39	1.66	0.91	1.02	0.85	0.83	0.69	0.86	0.95	0.95	0.60	0.88	1.20	1.23	1.28	1.10	0.85	0.88	0.65
4	1.33	1.26	1.74	1.02	0.98	0.86	0.83	0.73	0.94	0.95	0.95	0.69	0.96	1.26	1.21	1.39	1.12	0.79	0.75	0.53
5	1.52	1.59	1.56	0.90	0.91	0.92	0.83	0.76	0.99	0.93	0.88	0.74	1.01	1.23	1.22	1.04	1.13	0.77	0.73	0.56
6	1.50	1.77	1.37	0.88	0.80	0.90	0.83	0.77	0.87	0.92	0.93	0.71	1.07	1.08	1.45	1.29	1.35	0.72	0.70	0.56
7	1.72	1.75	1.44	0.91	0.92	1.01	0.79	0.78	1.09	0.89	0.81	0.62	1.17	0.97	1.33	1.25	1.25	0.62	0.72	—
8	1.45	1.87	1.42	0.86	0.94	0.89	0.76	0.94	0.90	0.92	0.83	0.62	1.24	1.06	1.50	1.31	1.11	0.51	0.83	—
9	1.68	1.90	1.22	0.95	0.91	0.87	0.72	0.99	0.94	0.77	0.71	0.70	1.26	1.21	1.48	1.24	0.92	0.52	0.70	—

ТАБЛИЦА 2

Серия годичных колец *Pinus sylvestris* (мм) в зоне выбросов БЛПК

Годы	1780	1790	1800	1810	1820	1830	1840	1850	1860	1870	1880	1890	1900	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970
0	1.45	1.29	1.00	0.86	0.94	1.09	1.06	0.99	0.83	0.77	0.89	0.62	0.81	0.87	0.85	0.98	0.93	1.02	0.51	0.47
1	1.59	1.21	1.04	0.87	1.01	0.98	0.87	0.95	0.79	0.81	0.91	0.63	0.83	0.83	0.94	0.90	0.97	0.77	0.59	0.59
2	1.29	1.19	0.99	0.84	0.94	0.91	1.02	0.93	0.77	0.83	0.91	0.58	0.75	0.83	0.98	0.93	0.99	0.75	0.59	0.57
3	1.83	1.05	1.06	0.79	0.99	1.03	0.97	0.89	0.79	0.89	0.98	0.61	0.73	0.87	0.97	0.73	0.97	0.75	0.58	0.50
4	1.57	1.03	0.95	0.81	0.91	0.99	1.04	0.90	0.87	0.77	0.98	0.77	0.72	0.84	0.91	0.79	0.98	0.71	0.54	0.41
5	1.25	0.97	0.89	0.82	0.77	1.07	1.13	0.91	0.93	0.79	0.86	0.75	0.69	0.83	0.95	0.83	1.01	0.75	0.55	0.29
6	1.36	1.11	0.99	0.75	0.79	1.15	0.96	0.83	0.82	0.89	0.83	0.78	0.84	0.78	0.93	0.89	1.09	0.76	0.47	0.31
7	1.41	0.99	0.91	0.81	0.93	1.04	0.99	0.81	0.70	0.83	0.74	0.83	0.84	0.80	0.92	0.89	1.17	0.61	0.53	
8	0.96	0.95	0.91	0.79	0.94	0.99	1.00	0.75	0.77	0.87	0.72	0.78	0.85	0.80	0.96	0.79	1.13	0.58	0.49	
9	1.29	1.06	0.80	0.84	0.89	0.94	0.92	0.73	0.79	0.76	0.64	0.78	0.91	0.93	0.98	0.83	1.06	0.58	0.47	

ТАБЛИЦА 3

Серия годичных колец *Pinus sylvestris* (мм) в зоне выбросов БРАЗ

Годы	1780	1790	1800	1810	1820	1830	1840	1850	1860	1870	1880	1890	1900	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970
0	1.30	1.64	1.52	1.44	1.04	1.22	0.83	1.00	1.33	1.30	1.41	1.39	1.13	1.09	1.32	1.00	1.02	1.06	0.61	0.83
1	1.45	1.96	1.52	1.38	0.89	0.98	0.86	1.04	1.32	1.51	1.33	1.27	1.11	1.00	1.25	1.13	1.08	0.98	0.60	0.72
2	1.44	1.50	1.40	1.25	1.00	1.07	0.73	1.14	1.25	1.53	1.24	1.16	1.18	1.24	1.32	1.07	1.08	0.83	0.63	0.60
3	1.69	1.45	1.57	1.50	1.06	0.79	0.73	1.19	1.28	1.66	1.50	1.24	1.13	1.08	1.27	1.11	1.11	0.78	0.64	0.53
4	1.72	1.81	1.67	1.15	1.30	0.88	0.73	1.14	1.37	1.24	1.60	1.16	1.20	1.03	1.31	1.11	1.09	0.78	0.82	0.50
5	1.37	1.90	1.56	1.25	1.24	0.81	0.76	1.09	1.46	1.51	1.45	1.05	1.18	1.34	1.28	1.11	1.09	0.76	0.87	0.44
6	1.41	1.59	1.42	1.14	1.06	0.77	0.84	1.02	1.53	1.52	1.46	1.15	1.26	1.42	1.28	1.15	0.99	0.61	0.88	0.38
7	0.83	1.51	1.56	1.27	1.19	0.82	0.80	1.21	1.35	1.16	1.59	1.23	1.32	1.37	1.25	1.07	1.05	0.57	0.78	—
8	1.98	1.48	1.71	1.36	1.10	0.76	1.01	1.17	1.42	1.15	1.63	1.29	1.17	1.33	1.13	1.10	1.03	0.59	0.91	—
9	1.58	1.59	1.47	1.12	1.02	0.83	1.06	1.42	1.41	1.34	1.64	1.10	1.11	1.23	1.14	1.10	1.11	0.66	0.80	—

росту древесных растений. В своей предыдущей работе мы детально останавливались на характеристике проблемы дендроиндикации применительно к оценке антропогенных воздействий на рост древесных растений (Лайранд и др., 1978).

Для оценки вредных воздействий выбросов промышленных предприятий г. Братска — Братского лесопромышленного комплекса (БЛПК) и Братского алюминиевого завода (БРАЗ) — на состояние окружающей древесной растительности были использованы данные по приросту сосны обыкновенной, полученные по кернам, взятым у 20 модельных деревьев с трех пробных площадей, заложенных в непосредственной близости от источников выбросов, и в контроле, вне зоны загрязнения.

Как было выявлено в процессе обследования и по документальным данным, леса, находящиеся в окрестностях г. Братска и в зоне выбросов БЛПК и БРАЗ, находятся в крайне неудовлетворительном состоянии. Согласно данным аэровизуального обследования, проведенного Управлением лесного хозяйства и Сибирским институтом физиологии и биохимии растений АН СССР, площадь поврежденных древостоев на 1973 г. составляла 100 тыс. га, из них усыхающих 9600 га.

Столь обширные повреждения объясняются, по-видимому, сложным спектром агрессивных загрязнителей присутствующих в газовых выбросах БЛПК и БРАЗ, среди которых вредны фтористый водород, сероводород, сернистый газ, метил-меркаптан, хлор и целый ряд других.

Пробные площади были заложены в санитарной защитной зоне вокруг лесопромышленного комплекса и в зоне максимальной концентрации выбросов алюминиевого завода, в насаждениях сосны обыкновенной X—XI классов возраста, III класса бонитета с полнотой 0.6. Контролем служили идентичные насаждения пробной площади, находящиеся на расстоянии 60 км от г. Братска в юго-западном направлении.

В настоящей работе основное внимание было сосредоточено на более детальном анализе прироста контрольных насаждений за возможно более длительный период их роста для получения представлений о влиянии естественных факторов на прирост насаждений. Получение подобной ин-

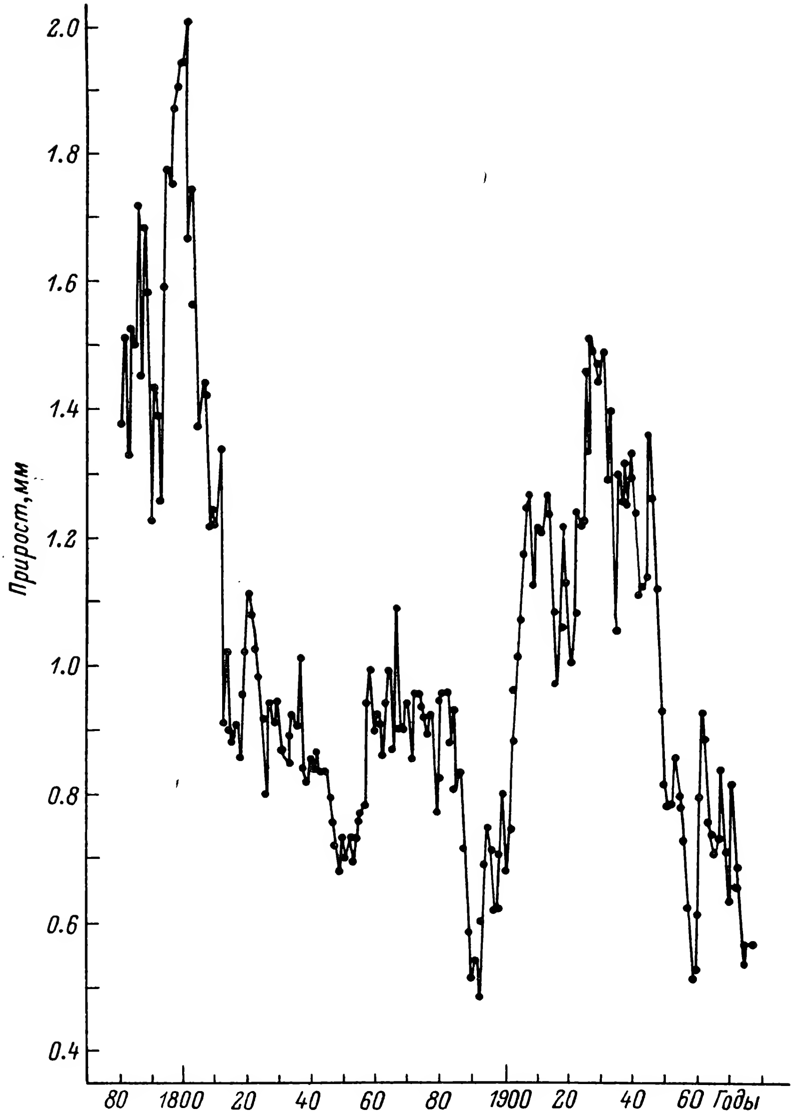


Рис. 1. Дендрограмма, построенная по данным обследования 20 модельных деревьев *Pinus sylvestris* из контрольного древостоя, расположенного в 60 км от г. Братска (по Тулунскому тракту).

формации позволяет с большей объективностью судить о вкладе антропогенных факторов, связанных с выбросами промышленных предприятий, в суммарную величину прироста исследуемых насаждений, а также, что особенно важно, послужит основой для прогнозов их состояния в будущем. В связи с возросшим интересом специалистов ряда смежных дисциплин к характеристикам изменчивости прироста древесных растений серии годичных колец по пробным площадям приводятся в табл. 1—3.

На дендрограмме (рис. 1) приведены результаты осреднения данных по приросту у 20 модельных деревьев в контроле.Они дают отчетливое представление об естественной изменчивости прироста сосны в связи с колебаниями условий среды. На фоне внутривековых изменений прироста сосны, имеющих четкую направленность, прослеживается погодичная изменчивость прироста. Даже без предварительной обработки есть возможность выделить годы положительных и отрицательных экстремумов внутривековых изменений в приросте сосны. На этом примере видно, что погодичные изменения имеют меньшие амплитуды, чем амплитуды, свя-

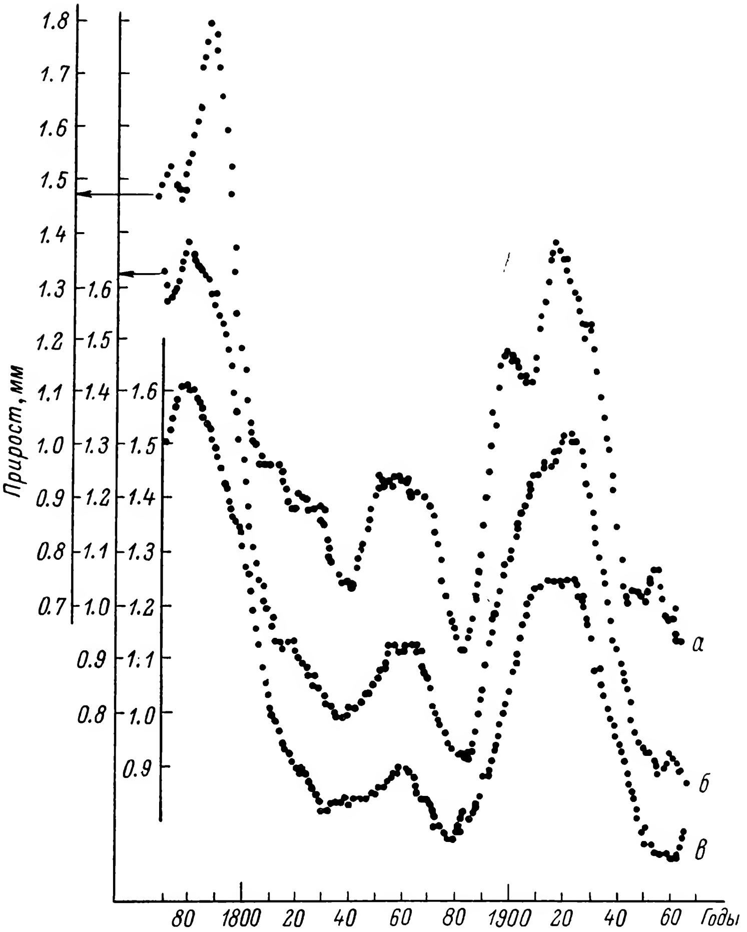


Рис. 2. Дендрограммы, построенные по данным измерений контрольного древостоя (рис. 1), сглаженным по 11- (*а*), 21- (*б*) и 31-летним (*в*) скользящим.

занные с внутривековыми колебаниями. Диапазон изменчивости абсолютных значений прироста находится в пределах 0.5—2.00 мм, причем верхний предел совпадает с экстремумом 1790-х годов, а наименьшее значение прироста наблюдалось в 1890-е годы.

Для более четкого определения фаз спада и подъема внутривековых изменений прироста сосны вне зоны загрязнения было выполнено сглаживание данных измерений по 11- (*а*), 21- (*б*) и 31-летним (*в*) скользящим (рис. 2). Фазы подъема внутривековой изменчивости прироста приходятся на 80—90-е годы XVIII в., 50—60-е годы XIX в. и с конца XIX в. до 30-х годов XX в. Фазы спада наблюдаются в периоды с 1800-х до 1850-х годов и с 1860-х до конца XIX в. и с 1930-х до 1970-х годов XX в. Хотя мы выделяем эти фазы как внутривековые, они не равнозначны по продолжительности и амплитудам. Вероятно, положительные экстремумы 1780-х и 1930-х годов можно отнести к вековым ритмам в изменении прироста. В то же время положительный экстремум 1850—1860-х годов имеет меньшую амплитуду и слабее выражен, по-видимому, в связи с его внутривековой природой и совпадением с ветвью спада векового ритма. Подтверждением этих соображений может служить ранее выявленная на примере *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. гор Путорана дата малой ледниковой эпохи стадии «фернау» (1820—1850-е годы — Ловелиус, 1970).

Интересной особенностью, выявляемой на дендрограммах (рис. 1, 2), является резкое увеличение прироста сосны в период с 1890-х до 1940-х годов. Этот период совпадает с периодом потепления в Арктике. Подчерк-

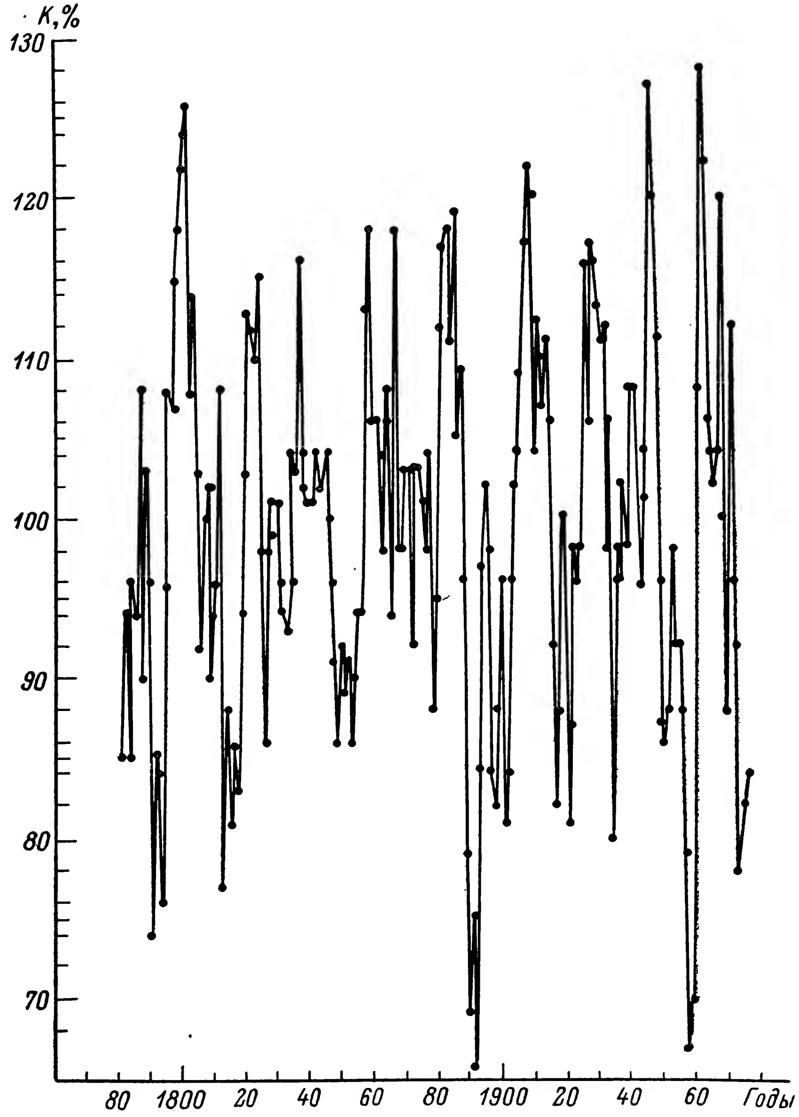


Рис. 3. Дендрограмма нормированных величин прироста годичных колец *Pinus sylvestris*, рассчитанных от 21-летней средней скользящей нормы.

нем, что по инструментальным наблюдениям начало потепления относят к 1918—1920 годам, в то же время, как видно из рис. 1 и 2, реакция деревьев на улучшение тепловлагообеспеченности и всего комплекса лесорастительных условий наблюдается почти на три десятилетия раньше.

Представленные на рис. 2 дендрограммы показывают, что норма осреднения не меняет существенно общей картины продолжительности фаз внутривековой изменчивости прироста, определяемой естественным ходом ритмичности природных процессов. Последняя фаза спада прироста наблюдалась с начала 1940-х и продолжалась до 1970-х годов. Очевидно, в эти годы критичность условий произрастания сосны в данном районе была близка к ранее наблюдавшимся минимумам в начале и в конце XIX в. Таким образом, на основе данных контроля получено представление о естественной изменчивости прироста сосны за время с 1782 по 1976 г.

Для определения диапазона изменчивости прироста сосны выполнены расчеты индексов от 21-летней средней скользящей нормы. Результаты этих расчетов приведены на рис. 3. Наибольшие изменения прироста достигают порядка 130, наименьшие — 60% (диапазон — 70%). Расчеты

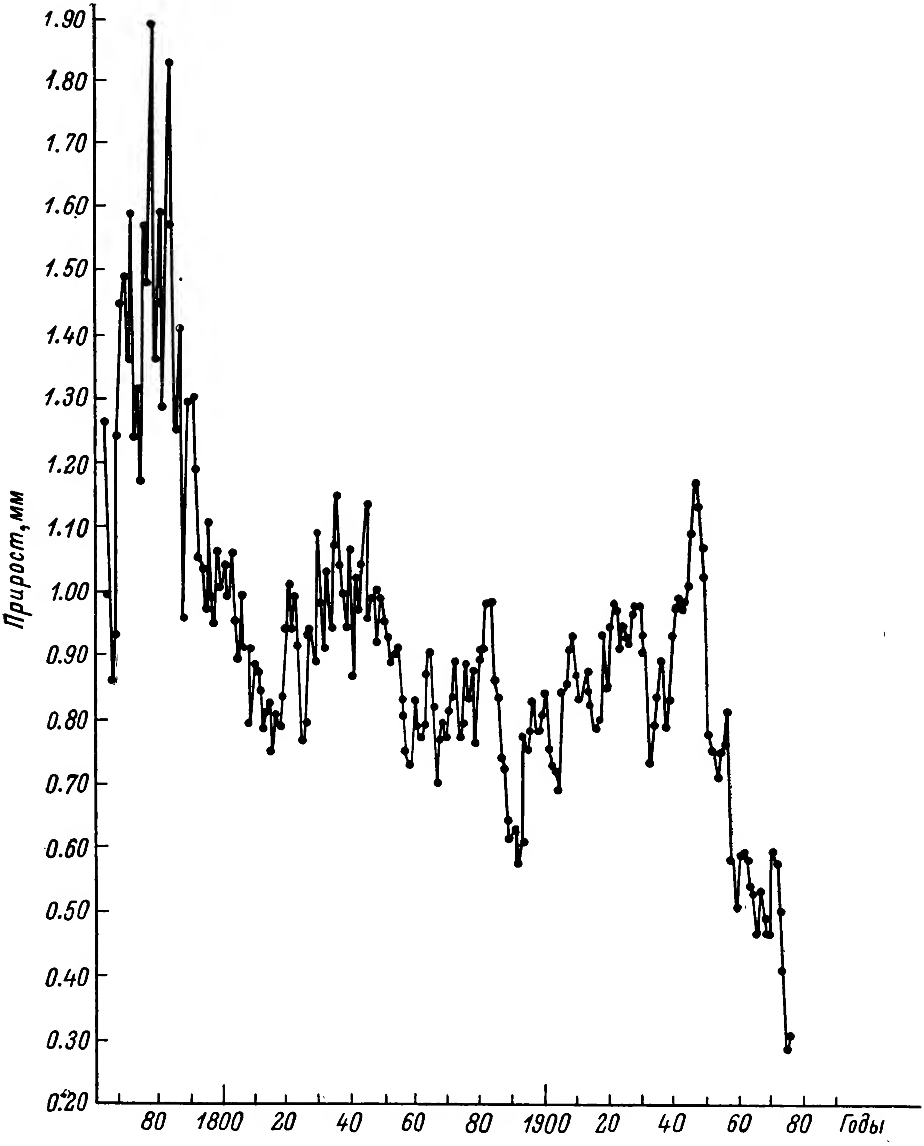


Рис. 4. Дендрограмма прироста *Pinus sylvestris* из зоны загрязнения выбросами БЛПК, построенная по данным 20 модельных деревьев.

отклонений от 21-летней скользящей нормы дали возможность преобразовать ряд измерений в нормированные величины, исключив внутривековые тенденции. Этим достигнута возможность выявить годы аномальных приростов погодичной изменчивости для определения факторов, ее обусловливающих. На рис. 3 показан ход изменений прироста сосны в контроле, убеждающий в том, что минимумы погодичной изменчивости 1890, 1892, 1958 гг. были даже более глубокими, чем минимум 1974 г. Однако в нарушенных древостоях зоны загрязнений минимум 1974 г. был значительно усилен, что привело к гибели большого числа деревьев.

Наиболее четко изменения прироста во время последней внутривековой депрессии представлены на рис. 4, где приведена дендрограмма сосны по 20 модельным деревьям из зоны загрязнения. В общих чертах ход прироста хорошо согласуется с данными, полученными в контроле, исключение представляют лишь различия, обусловленные действием загрязнения БЛПК. Если в контрольном древостое нижним пределом прироста было 0.5 мм, то после 1970 г. у погибающих деревьев он уменьшился до

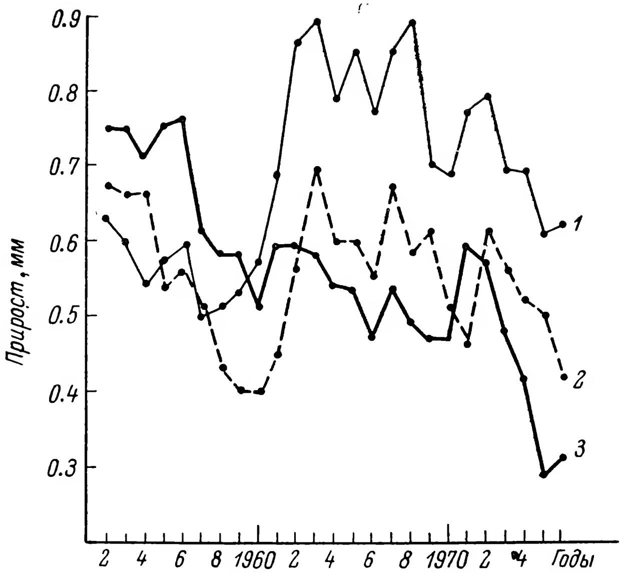


Рис. 5. Фрагмент дендрограмм по трем местопроизрастаниям *Pinus sylvestris*.
1 — контроль, *2* — в зоне выбросов алюминиевого завода, *3* — древостой в зоне БЛПК.

0.25 мм. Вероятно, на основании этих данных можно говорить о наличии морфометрических пределов жизнеспособности деревьев; в данном случае пороговой является величина, близкая к 0.5 мм. Здесь, правда, необходимо указать, что пределы жизнеспособности можно выявлять на разных уровнях организации растительного организма. Однако мы выделяем морфометрический предел, поскольку в фактической величине прироста обычно находит свое суммарное выражение весь комплекс физиологических реакций растения, определенная направленность которых обеспечивается прежде всего изменением внешних условий.

Соотношение величин прироста в насаждениях, различно удаленных от источников выбросов, приведено на рис. 5, где показан фрагмент дендрограмм прироста по трем древостоям: в контроле, в зоне выбросов алюминиевого завода, в защитной зоне вокруг БЛПК. В общем виде эти кривые изменения прироста хорошо согласуются от года к году, но их масштабы резко отличаются начиная с 1960-х годов, что совпадает с периодом интенсивного промышленного освоения этой территории. Губительное снижение прироста сосны в зоне выбросов БЛПК наблюдалось с 1971 г. и достигло своих крайних значений к 1974—1975 гг. Наметившееся с 1975—1976 гг. пока очень незначительное повышение прироста в контрольных насаждениях дает нам основание говорить о наступлении фазы подъема в изменении лесорастительных условий, и как следствии этого повышении жизнеспособности древостоев. Эта же тенденция нашла свое, хотя и слабое, отражение в переломе хода кривой прироста в насаждениях защитной зоны БЛПК; она свидетельствует о том, что эти древостои еще не утратили полностью способности реагировать на изменение внешних условий. Из полученных данных видно, что период наиболее критических условий минимума внутривековой изменчивости миновал (рис. 2). Очевидно, если пойти по пути сокращения вредных выбросов, то определенную часть древостоев сосны еще можно сохранить.

Совершенно ясно, что необходимы более детальные исследования в зоне повреждения насаждений, чтобы в дальнейшем принимать все возможные меры для выведения насаждений из глубокой естественной депрессии, значительно усугубленной загрязнением среды.

ЛИТЕРАТУРА

Лайранд Н. И., Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский (1978). Влияние пылевых выбросов цементных заводов на прирост дуба. Бот. ж., 63, 5. — Ловелиус Н. В. (1970). Колебания прироста годичных колец хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР. Автореф. канд. дис. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградская лесотехническая академия
им. С. М. Кирова.

Получено 10 XII 1978.

УДК 582.635.1 : 631.547.1

И. А. Грудзинская, В. В. Черник

ЗАМЕТКА ПО ПОВОДУ РУДИМЕНТАРНЫХ НЕКТАРНИКОВ У *ULMUS* L. (*ULMACEAE*)

I. A. GRUDZINSKAYA, V. V. CHERNIC. NOTE CONCERNING RUDIMENTARY NECTARIES IN *ULMUS* L. (*ULMACEAE*)

В недавно опубликованной работе Е. Дауманн (Daumann, 1975) описал интересное явление: в плотно закрытых цветочных почках *U. glabra* Huds. в нижней части тычиночных нитей, на их адаксиальной стороне в течение нескольких часов в эпидерме и прилежащих паренхимных клетках выделяется и накапливается в ничтожных количествах секрет, содержащий моно- и дисахариды. Эти участки тычиночных нитей он назвал рудиментарными, морфологически невыраженными нектарниками.

Дауманн отметил также, что у *U. campestris* (=*U. minor* Mill.) описываемое явление было выражено значительно менее отчетливо (сахара накапливались, но секрет не выделялся), а у *U. laevis* Pall. и вовсе не проявлялось. Указав на разную степень накопления и выделения секрета у трех видов *Ulmus*, Дауманн установил ряд по редукции нектарников (*U. glabra*, *U. campestris*, *U. laevis*) и на основании этого отнес *U. laevis* к разряду производных (abgeleitet) видов.

Таким образом, отмеченное явление получило более общее значение и позволило автору сделать заключение о степени производности исследованных в этом отношении видов *Ulmus*.

Предположение о первичной энтомогамии цветков *Ulmus*, неоднократно высказывавшееся и ранее, не лишено оснований. Даже в настоящее время часть цветков *Ulmus* опыляется насекомыми, особенно пчелами, посещающими эти цветки ради пыльцы. Тем не менее мнение Дауманна о наличии рудиментарных нектарников в основании тычиночных нитей *U. glabra* и *U. campestris* не кажется нам единственно возможным толкованием проведенного им наблюдения, а с выводом о производности *U. laevis* мы совсем не можем согласиться так же, как и с наличием тенденции у этого вида к образованию однополых (женских) цветков.

Как известно, у *U. laevis* зигоморфность цветка выражена наиболее резко и на ранних стадиях развития цветка в его основании возникает более или менее четко выраженное образование типа шпорца, что и дало основание предположить, что в прошлом нектарник существовал именно у этого вида. *U. laevis* — один из древнейших, наименее специализированных видов ильмов, сохранивший и наименее редуцированный цветок (до 9 тычинок и долей околоцветника).

В своей работе Дауманн показал, что клетки в области выделения секрета не отличаются ни морфологически, ни гистологически от остальных эпидермальных клеток тычиночной нити. От центрального проводящего пучка тычиночной нити нет ответвлений к месту выделения нектара.

В. В. Черник, работая с сериальными продольными и поперечными срезами цветков ильмов на разной стадии их развития, также не обнаружил каких бы то ни было различий в строении эпидермальных или субэпидермальных клеток разных участков тычиночной нити.

Таким образом, проведенные исследования не установили специфичности строения клеток в местах выделения секрета. Если же признать участки в основании тычиночных нитей за редуцированные нектарники, то придется допустить, что структурно нектарники у ильмов полностью редуцировались, а их функция (выделение) хотя бы частично сохранилась. Однако в строении цветка ильмов мы постоянно сталкиваемся с обратным явлением: с сохранением остатков структур редуцированных органов, давно потерявших способность функционирования, а также с сохранением в основании цветка проводящей системы исчезнувших органов (остался второй плодолистик, но он недоразвит и стерилен, т. е. не функционирует, сохранились остатки проводящей системы исчезнувшего внутреннего круга околоцветника, редуцированных тычинок, лопастей околоцветника и т. п.).

Поскольку выделение секрета проходит в закрытой почке и, следовательно, не может иметь значения в экологии опыления (как на это указывает и сам Дауманн), необходимо еще одно допущение, чтобы признать секрет нектаром. Нужно предположить, что выделение секрета в прошлом проходило после раскрывания почек, в момент цветения.

Все эти допущения не понадобятся, если попытаться объяснить рассматриваемое явление иначе, учитывая специфические особенности цветков у исследуемых видов. Дело в том, что ряд Е. Дауманна по уменьшению функционирования нектарников (редукции нектарников) полностью совпадает с рядом уменьшения содержания слизей в тканях цветков (*U. glabra*, *U. campestris*, *U. laevis*).

О локализации слизей в тканях вегетативных побегов ильмов известно давно, наличие же и динамику накопления слизей в их цветках описал В. В. Черник (1975). Он показал, что слизи особенно характерны для *U. glabra* и содержатся у этого вида в больших количествах не только в тканях вегетативных побегов, но и в цветках. На определенной стадии развития цветка слизи буквально переполняют ткани его основания и околоцветника. Гораздо меньше слизей в тканях цветка *U. campestris* (неопубликованные данные) и очень мало у *U. laevis*.

По его данным, максимум накопления слизей отмечен перед цветением, когда почки еще не раскрылись.

Таким образом, отмеченное Дауманном выделение секрета примерно совпадает с максимумом накопления слизей в тканях цветка. Можно предположить в связи с этим, что в цветке *Ulmus* в период максимального накопления слизей, состоящих в основном из полисахаридов, в полость околоцветника проникает ничтожное количество или самих слизей (если возможно их выделение через эпидерму), или только продуктов их распада — низкомолекулярных сахаров. Поскольку же у ильмов основания тычиночных нитей срастаются с околоцветником, образуя трубку, выделение этих веществ может происходить и близ основания нитей тычинок (паренхимные клетки самих нитей, по данным В. В. Черника, слизей не образуют).

Перед раскрытием почки наиболее интенсивно разрастаются тычинки и гинецей, что резко увеличивает давление на ткани околоцветника; именно в этот момент наиболее вероятны явления экссудации. Место появления экссудата может быть непосредственно связано с неодинаковой степенью сдавленности органов цветка в почке.

Роль слизей в цветках ильмов неясна так же, как неясно их значение в основных вместилищах — тканях вегетативных побегов. Однако, учитывая ранневесеннее цветение ильмов (до появления листьев) и наличие в это время множества вредящих насекомых и микроорганизмов, можно предположить, что слизи в их цветках выполняют защитную функцию.

В заключение авторы считают своим приятным долгом поблагодарить И. В. Кожину за ценную консультацию по вопросам химии.

ЛИТЕРАТУРА

Черник В. В. (1975). О слизесодержащих клетках цветков *U. glabra* Huds. и *U. laevis* Pall. Раст. ресурсы, 11, 2. — Daumann E. (1975). Ein rudimentäres Blütennektarium und unterschiedliche Pollenkittreste bei der Rüster (*Ulmus*). Preslia, 47.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Центральный ботанический сад
АН БССР,
Минск.

Получено 21 III 1978.

УДК 582.394.75(477.75)

В. М. Косых, В. В. Корженевский

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ЗАБЫТЫХ ПАПОРОТНИКАХ КРЫМА

V. M. KOSYKH, V. V. KORZHENEVSKYI. ON SOME RARE AND NEGLECTED FERNS OF CRIMEA

Сообщается о численности редких папоротников, приводятся новые местонахождения для *Notholaena marantae*, *Phyllitis scolopendrium*, подтверждается нахождение *Asplenium*×*germanicum* ssp. *heuflerii* в Крыму.

В 1977 г. с целью изучения количественно-популяционного состава были проверены местообитания некоторых редких папоротников Крыма. Проведено обследование местонахождений *Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn, *Notholaena marantae* (L.) Desv., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Anogramma leptophylla* (L.) Link.

Для первых трех видов проведен количественный учет по методике В. Н. Голубева (1977).

1. *Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn собирался в Крыму близ Ялты-Яузлар (Алуница), в скалах, июнь 1912 г.; Ялта, под навесом скал над бойней, 24 I 1916 г.; Ялта-Яузлар (Алуница), июнь 1916 г. (Вульф, 1927; Рубцов, 1972; Бобров, 1974). После 1916 г. этот папоротник в Крыму никем не собирался, что дало повод Ю. А. Луксу, И. В. Крюковой, Л. А. Приваловой (1975) включить его в список исчезнувших или исчезающих видов Крыма.

19 VI 1977 краекучник персидский был собран В. М. Косых и М. И. Карасюком в 3 км северо-западнее Ялты среди расщелин известняковых скал в разреженном можжевеловом лесу (*Juniperus excelsa*, *Ruscus ponticus*, *Asphodeline lutea*) с участием *Helianthemum orientale*, *Jurinea sordida*, *Ophris oestrifera*. Краекучник персидский встречается на участке в 5 га и занимает 154.3 м^2, образуя дернины размером от 30 до 3000 см^2. Популяция представлена спороносными особями разного возраста.

Местообитание краекучника находится на территории Ялтинского горно-лесного заповедника. Необходим контроль за состоянием популяции на протяжении нескольких лет.

2. *Notholaena marantae* (L.) Desv. указывалась для Чатырдага (Вульф, 1927; Бобров, 1974). В 1950 г. найдена Н. Н. Цвелевым на Аю-Даге, а в 1968 г. — Т. Г. Полозовой и Б. А. Юрцевым западнее пос. Новый Свет Судакского р-на. В 1977 г. были обследованы местонахождения нотолены в районе пос. Новый Свет и на Аю-Даге. На СВ склоне Аю-Дага найдена популяция нотолены. Встречается она на площади в 0.5 га, занимая в общей сложности 32 м^2. Растет на эродированном склоне с сильно щебнистыми (шиферными) почвами. Часто занимает ниши в расщелинах

диоритовых скал в сообществе с *Asplenium septentrionale*, *A. trichomanes*, *A. ruta-muraria*. Популяция находится на территории заказника. Необходим контроль за состоянием популяции на протяжении нескольких лет.

20 VI 1977 нотолена была найдена В. В. Корженевским в юго-западной части горы Шарха в Алуштинском р-не. Нотолена занимает там сильно щебнистую поверхность ЮЗ склона в 15°, сложенного плитчатым диоритом. На обследованной территории в 400 м² обнаружено 85 куртин спороносящего папоротника, произрастающего в расщелинах породы. В окружении встречаются отдельные деревья *Quercus pubescens*, кустарники *Cistus tauricus*, *Spiraea hypericifolia*. Травяной покров представлен *Festuca rupicola*, *Botriochloa ischaemum*, *Setaria glauca*, *Aegilops biuncialis*, *Bromus japonicus*, *Taeniatherum crinitum*, *Scilla autumnalis*, *Allium rupestre*, *A. pulchellum*, *Kohlrauschia prolifera*, *Poterium polygamum*, *Sedum album*, *Geranium robertianum*, *Euphorbia falcata*, *Echium vulgare*, *Teucrium chamaedrys*, *Asperula caespitans*, *Galium mollugo*, *Centaurea sterilis*.

Указанный выше участок находится под сильным антропогенным воздействием. Отработанный материал находящегося выше карьера «Шарха» сбрасывается вниз. Это приводит к физическому уничтожению кустарниково-травяного покрова. Необходимы принятие срочных мер по сохранению нового местонахождения нотолены и контроль за состоянием популяции на протяжении нескольких лет.

Местонахождения нотолены на Чатырдаге и в пос. Новый Свет пока не подтверждены. Необходимы дальнейшие поиски ее и в других районах.

3. *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. известен в Крыму с горы Митридат близ Керчи, Херсонеса, «Алимовой пещеры» близ дер. Узеньбаш, Хайракташ-дере близ водопада Головкинского (Вульф, 1927). В 1960 г. К. П. Попов собрал его в тиссовом ущелье на В склоне Чатырдага, а в 1967 г. Т. П. Хорт — в Большом каньоне Крыма.

28 VI 1976 *Ph. scolopendrium* В. М. Косых и М. И. Карасюк нашли в одной из пещер Эски-Кермена в Бахчисарайском р-не. Популяция в количестве около 300 экземпляров представлена разновозрастными особями вегетативного происхождения. Другие местонахождения на протяжении последних 10 лет пока не подтверждены. Необходимы контроль за состоянием вновь найденной популяции и поиски этого вида в других местообитаниях.

4. *Anogramma leptophylla* (L.) Link — только в 1910 г. в Крыму Пуринг собрал на В склоне горы Кастель (Вульф, 1927; Рубцов, 1972; Бобров, 1974). Неоднократные специальные поиски анограммы в указанном районе пока не дали положительных результатов.

5. *Asplenium*×*germanicum* Weis. указывался для Крыма старыми авторами со знаком вопроса (Шмальгаузен, 1895; Федченко, Флеров, 1910; Вульф, 1927). В «Определителе высших растений Крыма» (Рубцов, 1972) и «Флоре европейской части СССР» (Бобров, 1974) он исключен из списка крымских видов.

10 VI 1977 *A.*×*germanicum* ssp. *heuflerii* (Reichardt) A. Bobr. был собран В. М. Косых в Алуштинском р-не, юго-западнее с. Изобильного в расщелинах скал горы Ай-Йори. На участке в 100 м² найдены три дернины этого папоротника размером 100 см². Растет он в сообществе с *Asplenium septentrionale*, *A. ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Genista albida*, *Potentilla geoides* на бурых горно-лесных почвах, сформированных на бескарбонатных породах типа диорита. Нахождение его возможно также на Аю-Даге и горе Кастель в зоне контакта *A. septentrionale* и *A. trichomanes*.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. (1974). Роды *Cheilanthes*, *Notholaena*, *Anogramma*, *Asplenium*. Флора европейской части СССР, I. — Вульф Е. В. (1927). Флора Крыма, I. — Голубев В. Н. (1977). К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма, Бюлл. ГНБС, 1 (32). — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова, Л. А. Привалова. (1975). Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. Бюлл. ГНБС, 3 (28). — Лукс Ю. А., Л. А. Привалова, И. В. Крюкова. (1975). Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны. — Рубцов Н. И. (1972). Роды *Cheilanthes*, *Anogramma*, *Asplenium*. Определитель высших растений Крыма. — Федченко Б. А., А. Ф. Флеров. (1910). Род *Asplenium*. Флора европейской России. — Шмальгаузен И. Н. (1895). Род *Asplenium*. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, I.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 17 II 1978.

УДК 58 (571.51)

Б. И. Дулепова, Н. В. Уманская

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ ДЛЯ ДАУРИИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

B. I. DULEPOVA, N. V. UMANSKAYA. NEW LOCATIONS OF PLANT SPECIES RARE FOR DAURIA

Сообщается о флористических находках в Яблоневой Даурии, в частности на территории недавно созданного Сохондинского заповедника.

Обработка материалов экспедиционных работ, проведенных в 1973—1976 гг. в центральных районах Читинской обл. и в 1977 г. на территории лесостепных участков Сохондинского заповедника (Кыринский р-н Читинской обл.), выявила ряд интересных местонахождений 12 видов сосудистых растений. Приводим их список.

1. *Pedicularis myriophylla* Pall. Новый для Даурии вид. Ближайшие местонахождения — по р. Джиде в Бурятии. Собран в предзаповедной зоне Сохондинского заповедника в долине р. Букукун в составе полидоминантной злаково-разнотравной степи с преобладанием *Festuca lenensis* Drob., *Poa attenuata* Trin., *Agrostis trinii* Turcz., *Aster korshinskyi* Tamamsch., *Bupleurum sibiricum* Vest., *Potentilla acervata* Sojak., *Leontopodium conglobatum* (Turcz.) Hand.

2. *Carex adelostoma* V. Krecz. — *C. buxbaumii* Wahl. war. *alpicola* Hartm. Известен как очень редкий вид в Бурятии (Сергиевская, 1972). В Даурии не собирался. Найден нами на осоковом болоте в долине р. Енды на границе Сохондинского заповедника. Основу травостоя здесь образует *Carex ensifolia* Turcz., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Juncus albescens* Fern. и *Eriophorum komarovii* Vass.

3. *Gagea hiensis* Pascher — *G. terroccianoana* Pascher. Дальневосточный вид, приводимый для Даурии без указания конкретных местонахождений (Попов, 1957; Сергиевская 1972). Встречен нами на осыпи крупной морозобойной трещины первой надпойменной террасы р. Агуцы (Сохондинский заповедник).

4. *Carex laxa* Wahlb. Известен в Даурии только из двух или трех местонахождений. Встречен нами в долине р. Агуцы в массе на осоковом болоте вместе с *Carex lasiocarpa* Ehrh. (cop$_2$), *Carex dahurica* Kük. (sp.), *Juncus albescens* Fern. (cop$_1$) и *Heleocharis palustris* (L.) R. Br. (sp.) Последний вид в Даурии также очень редок (Сергиевская, 1972).

5. *Artemisia glauca* Pall. В Даурии не собирался (Пешкова, 1972). Найден в окрестностях г. Читы на юго-западном каменистом степном склоне Титовской сопки. По-видимому, это самое восточное местонахождение вида.

6. *Chenopodium bryoniifolium* Bunge. Редкий для Забайкалья вид. Собран на территории Сохондинского заповедника в долине р. Енды, на крутом каменистом юго-западном склоне горы.

7. *Erigeron armeriifolius* Turcz. В Даурии встречается крайне редко. Нам известно лишь единственное местонахождение этого вида в окрестностях с. Арахлей (Ивано-Арахлейская система озер) в составе травостоя разнотравно-кобрезиевой лугостепи.

8. *Poa turczaninovii* Serg. Высокогорный вид, отмеченный для гольца Сохондо и верховьев р. Агуцакан (Сергиевская, 1969). Нами собран в лесостепной части долины р. Агуцы на болотистом мятликово-осоковом лугу. Вместе с ним встречены в массе и некоторые другие высокогорные виды, например *Carex ensifolia* Turcz. и *Callianthemum sajanense* (Regel) Witasek.

9. *Thalictrum alpinum* L. Арктоальпийский вид. В высокогорных районах Даурии, вероятно, нередок, но вследствие малых размеров и раннего цветения часто ускользает от внимания исследователей. Мы встретили этот вид единично в составе кобрезиевых сообществ из *Kobresia bellardii* (All.) Degland. и в составе сырых осоковых лугов с *Carex ensifolia* Turcz. и *C. schmidtii* Meinsh. в долине р. Енды (Сохондинский заповедник).

10. *Trifolium eximium* Steph. Тоже высокогорный вид, известный из Бурятии («Флора Забайкалья», 1954) и севера Читинской обл. (Попов, 1957). Собран на территории Сохондинского заповедника в долине р. Енды в составе сырого осокового луга с *Carex schmidtii* Meinsh. и *C. ensifolia* Turcz.

11. *Tournefortia rosmarinifolia* Turcz. Встречается на юге Бурятии и Даурии по берегам соленых озер. Мы нашли этот вид севернее, в степи Читинской котловины.

12. *Cerastium caespitosum* Gilib. Редкий у нас сорный вид, недавно занесенный на территорию Читинской обл. (Попов, 1957). Собран на сыром осоковом лугу в притеррасной пойме р. Ингоды в окрестностях г. Читы.

Авторы выражают глубокую признательность сотруднику лаборатории флоры и растительных ресурсов Центрального Сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР Г. А. Пешковой за постоянные консультации.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И., Л. И. Иванина, О. В. Чернева. (1970). Растения Центральной Азии, 5. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, 1. — Сергиевская Л. .П (1969, 1972). Флора Забайкалья, 2, 3. — Флора Забайкалья. 1954. 6.

Педагогический институт,
Чита.

Получено 31 I 1978.

УДК 581.9 (575.4)

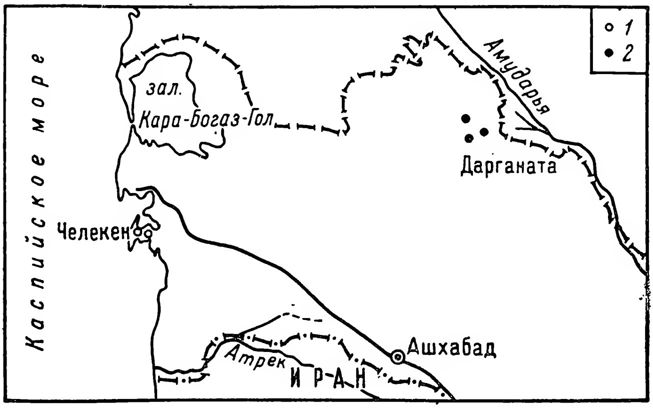
Дж. Курбанов

НОВИНКИ ФЛОРЫ ТУРКМЕНИСТАНА

D. KURBANOV. NEW SPECIES OF TURKMENISTAN FLORA

Осенью 1978 г. во время экспедиционных поездок по различным районам Туркмении нами были обнаружены новые для флоры республики интересные виды солянок.

1. *Salsola angusta* Botsch., солянка узкая — новый для флоры Туркмении вид, нами впервые собран в Западной Туркмении на полуострове Челекен (см. рисунок). Эта однолетняя солянка высотой до 35 см, листья у нее сочные, с шипиками. Приурочена она к засоленным, наиболее молодым морским отложениям. Местами в Западной Туркмении это растение входит в состав сообщества, образуемого типичным западнотуркменским видом — *Salsola transhyrcanica* Iljin — солянкой закаспийской.



Местонахождения новых видов солянок Туркменистана.

1 — *Salsola angusta* Botsch.; *2* — *Salsola deserticola* Iljin.

В условиях Западной Туркмении этот южнотуранский (дизъюнктивный) вид цветет в июне—июле, плодоносит в августе и начале сентября.

Местонахождение. Западная Туркмения, п-ов Челекен, по морским глинистым отложениям, вдоль дороги, 16 X 1978.

2. *Salsola deserticola* Iljin, солянка пустынная — также новый для флоры Туркмении вид. Ранее он был известен только из Каракалпакской АССР. В пределах Туркмении этот кызылкумский (останцовый) вид обнаружен в Дарганатинском р-не, на южных окраинах соленой котловины Султансанджар и в 8—10 км севернее поселка Дарганата (см. рисунок). Эта солянка встречается на корково-пухлых солончаках и по песчано-глинистым отложениям. Солянка пустынная — однолетнее растение высотой до 35 см, с густоразветвленной надземной частью. Листья мелкие, сочные, с шипиками. Цветет в июне—июле, в августе образует обильное количество семян. Семенная продуктивность солянки пустынной колеблется в пределах 332—700 шт. Семена мелкие. На описываемой местности эта солянка входит в состав однолетнесолянковой растительности и в среднем на 100 м^2 площади ее насчитывается до 7—8 кустов.

Местонахождение. Туркменская ССР, Дарганатинский район, в 8—10 км к северу от пос. Дарганата, по песчано-глинистым отложениям.

Гербарные образцы указанных новых для флоры Туркмении видов *Salsola angusta* Botsch. и *Salsola deserticola* Iljin хранятся в гербариях Института ботаники АН Туркменской ССР (г. Ашхабад) и Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова (БИН, г. Ленинград).

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 30 I 1979.

УДК 58.006

Е. П. Матвеева

АСКАНИЯ-НОВА СЕГОДНЯ

E. P. MATVEYEVA. ASKANIA-NOVA TODAY

Вопросы охраны природы, особенно в густонаселенных и сильно распаханных районах, давно волнуют ботаников. Много раз еще в 20-х годах на страницах специальных журналов по этому поводу выступал академик Е. М. Лавренко (1927, 1928, 1929 и др.). В 1958 г. специальной комиссией Академии наук СССР во главе с Е. М. Лавренко был опубликован проект восстановления и развития сети заповедников СССР (Лавренко и др., 1958). В 1977 г. вышла из печати «Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов» (Лавренко, Семенова-Тян-Шанская, 1977).

После статьи Н. Аргуновой «Восстановить и сберечь Аскания-Нова» (1977) и высказываний ряда ученых-биологов, опубликованных в «Литературной газете» в № 6 от 8 II 1978, научная общественность горячо обсуждала вопрос о необходимости строжайшей охраны этого уникального объекта природы и создания рук человека. В июне 1978 г. по поручению Совета по биосфере АН СССР Отделения общей биологии АН СССР и редакции «Литературной газеты» группа ученых в составе доктора биологических наук, профессора А. В. Яблокова (Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР, Москва), доктора биологических наук Е. П. Матвеевой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград) и кандидата биологических наук, ст. н. с. В. С. Ткаченко (Ботанический институт им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев) выехала в Асканию-Нова для установления действительного состояния ее биологических объектов и разработки плана их охраны.

Мы ознакомились с состоянием заповедной степи, зоопарка, полувольного содержания птиц и животных, дендропарка, музея и его хранилища, а также с работой и планами соответствующих подразделений современного украинского НИИ животноводства степных районов им. М. Ф. Иванова «Аскания-Нова» (УкрНИИЖ), куда входят названные объекты. Напомним, что Аскания-Нова была создана как уникальный заповедник типчаково-ковыльной степи, сохранение и исследование которого в условиях современного интенсивного хозяйственного освоения земель степной зоны многократно возросло.

История Аскании-Нова началась в последней четверти XIX столетия, когда в 1874 г. начали строиться первые вольеры для диких птиц и животных, отлавливаемых тут же в степи. Через 10 лет был сооружен зоопарк на площади 90 га, где содержалось около 50 видов животных и птиц, в том числе зубры, бизоны, лошади Пржевальского, муфлоны, оленебыки, антилопы гну и нильгау, зебры, страусы нанду, разные породы куриных и водоплавающих птиц и др.

Благодаря полувольному содержанию диких животных и птиц в степи на Чапельском поду они хорошо себя чувствуют и размножаются.

В настоящее время зоопарк насчитывает около 100 видов животных и птиц, т. е. в 2 раза больше, чем 100 лет назад при его создании.

Орошаемый дендропарк, заложенный в 1887 г. на площади 28 га, в настоящее время расширен до 170 га Первоначально было высажено 220 видов деревьев, кустарников, лиан и других растений. Затем многие выпали, а сейчас ассортимент увеличен до 980 видов. Лиственные породы составляют 70% насаждений, хвойные — 30%. Вода для полива качается с глубины 50 м и затем распределяется по поверхности почвы по системе неглубоких канавок ко всем насаждениям. Этот зеленый оазис в сухой степи и среди безбрежных полей под палящим солнцем производит неизгладимое впечатление. Парк хорошо спланирован архитектором Дюпре. В нем 8 км извилистых дорожек. Есть живописный пруд, заросшие плющом водонапорная башня, бывшая коптильня, колодец, грот. Сохранились дом и службы бывшей усадьбы, использующиеся для музея и клуба.

Территория нового парка, примыкающая к старому, планируется в ландшафтном стиле. На ней будут представлены зональные типы растительности степной, лесостепной и лесной зон. Через его территорию в далеком прошлом проходил Чумацкий соляной шлях, который будет сохранен в ландшафте.

В научном музее на небольшой площади сосредоточены интересные материалы.

Но вернемся к заповедной степи. Большой вклад в ее изучение внес известный ботаник И. К. Пачоский. Его публикации относятся к первой четверти нашего века (1917, 1923, 1926).

В 1919 г., по инициативе В. И. Ленина, степь была объявлена заповедником. С 1921 г. Совнарком Украины утвердил Асканию-Нова государственным степным заповедником с основной задачей сохранения и изучения степи. В 1930 г. Заповедник был реорганизован в Степной НИИ, а в 1932 г. — во Всесоюзный институт гибридизации и акклиматизации животных. В 1948 г. была утверждена программа послевоенного восстановления и строительства Всесоюзного института гибридизации и акклиматизации животных, в которой подчеркивалось что особое внимание должно быть уделено вопросам изучения и сохранения заповедной степи, акклиматизации древесной и кустарниковой растительности, а также размножению диких животных. В 1949 г. из общей площади 38.5 тыс. га 22 тыс. га было под степью, в которой абсолютно заповедный участок занимал 1400 га.

Позднее были изданы постановления ЦК КПУ и СМ УССР, Госкомитета СМ УССР по охране природы, бюро ВАСХНИЛ и другие, подтверждающие большое государственное, народнохозяйственное и научное значение ранее рассмотренных биологических объектов Аскании-Нова, требующих охраны. В настоящее время заповедная степь занимает площадь 11 046.6 га, из которых два участка абсолютно заповедной степи имеют 1560 га, участок зацелинения с 1967 г. — 1000 га, огражденный сеткой для полувольного содержания диких животных — 2660 га. Остальная территория около 5800 га представлена девственной целиной с режимом заповедности, подвергающейся периодическому (раз в 5 лет) сенокошению по кварталам в порядке, устанавливаемом Отделом целинной степи института.[1]

До разработки научно обоснованного режима заповедной степи периодическое сенокошение рассматривается как одна из форм сохранения целинного травяного покрова. Это мероприятие следует считать целесообразным, так как абсолютная заповедность без отчуждения фитомассы ведет к чрезмерному накоплению ветоши и подстилки и изменению исконного состояния степи — к ее мезофитизации. Пройдя и объехав целинную степь, мы обратили внимание на то, что сейчас ее нельзя назвать в целом типчаково-ковыльной. В ее составе большую долю занимает разнотравье и особенно типчак, ковыли же отошли на третье место и местами исчезли совсем. Как нам кажется, имеется несколько причин этого явления. Прежде всего — это абсолютная заповедность при очень слабой нагрузке диких животных, затем наличие немалых площадей перелогов разных возрастов (10, 30, 60 лет), на которых идет активное зацелинение вначале бурьянистым разнотравьем (которого сейчас уже очень мало), затем корневищными злаками и, наконец, — типчаком *Festuca sulcata* Hack. Небольшие участки с преобладанием перистого ковыля мы наблюдали вдоль бывших дорог у Чумацкого шляха и как примесь к типчаку в других местах. Мезофитизацию степи отметил и Е. П. Веденьков, показавший участки, абсолютно заповедные с 1899 г. (Пачоский, 1917). На них вместо прежних сообществ ковыльника и пижмово-типчакового сформировались грудницево-типчаковое и типчаковое.

Более обстоятельные сведения о современном растительном покрове степи Аскания-Нова опубликованы В. С. Ткаченко (1971); он тоже отмечает процесс мезофитизации. Как пишет Ткаченко, в настоящее время в асканийской степи на 60% площади преобладает типчаковая формация, на 25% — раннеосоковая (*Carex praecox* Schreb.), около 10% — вострецовая (*Aneurolepidium ramosum* (Trin.) Nevski и совсем немного (3—5%) занимают сообщества *Stipa ucrainica* P. Smirn. и других ковылей. Между тем изучавшая интенсивно используемую степь (выпас, сенокошение) Е. В. Короткова (1957) еще не находила следов мезофитизации. Но, как мы думаем, не только заповедность является причиной мезофитизации травостоя степи, но и изменение мезо- и микроклиматических условий. Не прошли бесследно образование Каховского моря, полив окружающих степь сельскохозяйственных культур, образование водосборов (прудов, собирающих из недр земли воду для полива). Вероятно, есть и другие причины, заслуживающие более глубокого исследования.

---

[1] Этот Отдел создан в июне 1978 г., как и отделы гибридизации и акклиматизации животных и интродукции растений и паркостроения. Заведующий — кандидат биологических наук Е. П. Веденьков.

Таково современное состояние биологических объектов Аскании-Нова.

Были ли оправданы тревоги корреспондента «Литературной газеты» и ученых? Да, конечно.

Площадь заповедной степи с 1949 г. сократилась вдвое. Она не ограждена сеткой. Без охранной зоны к ней непосредственно примыкают угодья с интенсивным ведением сельского хозяйства (вспашка, удобрение, полив). Возделывание преимущественно однолетних культур способствует увеличению пыльных бурь, засыпающих степь землей и способствующих ее засорению. Через степь проходит линия электропередачи, нередко являющаяся причиной пожаров, сжигающих сухой травостой. Проходящая через степь автомагистраль служит удобным путем для браконьеров (хищническое уничтожение тюльпанов и других декоративных растений). Самолеты малой авиации, пролетая над степью, распугивают животных и птиц. Близость поселков и центральной усадьбы затрудняет охрану степи от неорганизованных посетителей и скота. Три действующих водонакопителя в непосредственной близости к степи создают угрозу для изменения микроклимата и ведут к гидрогеологическим изменениям степного режима, в первую очередь растительного покрова. Многие важные направления исследований не обеспечены кадрами. Нет разработанного и утвержденного «Положения» о заповеднике.

Есть серьезные недостатки и в организации дендропарка и зоопарка. В первом нет детально разработанного плана по охране и ремонту ценной коллекции древесно-кустарниковых пород. Старая часть парка запущена (много сушняка, есть мертвые деревья, заболевания, излишнее загущение малоценными породами, например бузиной). Новая территория парка осваивается медленно, строительство объектов затягивается, несмотря на крупные ассигнования.

В зоопарке многие животные содержатся в устаревших, не приспособленных помещениях. Сетчатая ограда для вольно содержащихся животных длиной 25 км обветшала. Хотя в настоящее время число видов животных по сравнению с первоначальным увеличилось вдвое, число копытных с 1965 г. сокращается.

Уникальная коллекция научного музея находится в тесных, сырых, не отапливаемых помещениях. Недостаточно полно собирается остеологический материал, а собранный гибнет в неудовлетворительных условиях хранения. Научная работа в музее ведется в небольших масштабах.

Несмотря на то что за последние 10—13 лет положение указанных биологических объектов улучшается (исключение заповедной степи из хозяйственного использования, закрытие множества наезженных дорог, ликвидация овцеферм на заповедной территории, зацелинение бывших пахотных участков площадью в 1000 га и др.), все же биологическим объектам названного профиля уделяется недостаточно внимания и заботы.

В результате проведенной нами работы был составлен документ, отражающий современное состояние биологических объектов Аскания-Нова и план необходимых мероприятий по обеспечению их охраны и изучения. Он был согласован со специалистами и директором УкрНИИЖ и доложен на Ученом совете института, где был одобрен. Затем этот документ был представлен в АН СССР, БИН АН СССР, БИН АН УССР, и мы надеемся на продвижение его в директивные органы.

Считая свою миссию на данном этапе законченной, выражаем надежду на реализацию намеченного плана и пожелание держать биологический комплекс Аскания-Нова под неусыпным контролем научной общественности. Но, кроме контроля, он нуждается и в ее помощи кадрами, подготовкой их, организацией совместных комплексных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Аргунова Н. (1977). Восстановить и сберечь Аскания-Нова. Лит. газ., № 41, 12 X. — Короткова Е. В. (1957). Динамика развития типчаково-ковыльной степи Аскания-Нова в связи с погодными условиями. Бот. ж., 42, 6. — Лавренко Е. М. (1927). Охорона природи на Україні. Висн. природозн., 3—4. — Лавренко Е. М. (1928), Рослинність цілинних степів Україні та їх охорона. Краезн., 6—10. — Лавренко Е. М. (1929). Матеріяли охорони природи на Україні. Висн. природозн., 1—2. — Лавренко Е. М., В. Г. Гептнер, С. В. Кириков, А. Н. Формозов. (1958). Перспективный план географической сети заповедников СССР (проект). Охр. природы и заповед. дело в СССР, 3—4. — Лавренко Е. М., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1977). Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губернии. II, Степи. — Пачоский И. К. (1923). Наблюдения над растительным покровом степей Аскания-Нова в 1922 г. Изв. гос. степн. заповедн. Аскания-Нова, 2. — Пачоский И. К. (1926). Наблюдения над целинным покровом в Аскания-Нова в 1923 г. Вісті держ. степн. заповед. «Чапли», Харків, 3. — Ткаченко В. С. (1971). Сучасний стан рослинного покриву Успенівського степу та прилеглої територріі заповедника Аскания-Нова. Бот. ж., XXVIII, 1. Київ.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VII 1978.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 93/99 : 001

И. Т. Васильченко

О РАБОТЕ С. С. НЕНЮКОВА «СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА *THELYGONACEAE*»

I. T. VASILCHENKO. ON THE WORK «TAXONOMIC POSITION OF THE FAMILY *THELYGONACEAE*» BY S. S. NENYUKOV

Декабрь 1941 года. Ленинград в кольце блокады. Нет воды и света, дома не отапливаются, не прекращаются артобстрелы и налеты вражеской авиации. Люди голодают. Но и в этих условиях жизнь города не замирает. И в Ботаническом институте АН СССР продолжаются научные исследования. В библиотеке, освещенной коптилками, состоялась защита диссертации Степаном Степановичем Ненюковым на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему «Систематическое положение семейства *Thelygonaceae*»[1] (семейство монотипное, представлено одним родом *Theligonum*, — *И. В.*).

Над этой темой С. С. работал ряд лет и в 1939 г. закончил ее и оформил в виде рукописи под указанным названием. По ряду причин она была включена в план заседаний Ученого совета на 1941 г. Начавшаяся Великая отечественная война 1941—1945 гг. отодвинула защиту диссертации на самый конец 1941 г. Вскоре после защиты (в апреле 1942 г.) С. С. скончался в осажденном Ленинграде, а рукопись его была передана в Архив БИНа, где она и пролежала вплоть до 1977 г., когда на нее обратил внимание А. Л. Тахтаджян, занимающийся в широком плане разработкой системы цветковых растений. Ознакомившись с рукописью С. С., а также сравнив ее с работой Р. Вундерлих (Wunderlich, 1971), А. Л. Тахтаджян установил, что выводы, к которым пришла Вундерлих относительно систематического положения рода *Theligonum*, совпадают с выводами, которые сделал Ненюков более 30 лет назад.

Таким образом, фактически приоритет в этом вопросе принадлежит русскому ботанику С. С. Ненюкову. Ниже нами сопоставлены наиболее важные тезисы Вундерлих с таковыми Ненюкова, из которых нетрудно убедиться в правомочности приоритета последнего в решении вопроса о систематическом положении рода *Theligonum*.

С. С. Ненюков (1939)	R. Wunderlich (1971)
Систематическое положение рода *Theligonum* интересовало ботаников давно. В разное время различные авторы относили этот род к 61 семейству цветковых растений. Но *Theligonum* имеет наибольшую общность с *Rubiaceae*.	Род *Theligonum*, систематическое положение которого до сего времени было весьма неясным, без сомнения принадлежит к спайнолепестным. Он показывает (близкое) отношение к *Rubiaceae*.
Род *Theligonum* имеет много признаков, общих с *Rubiaceae*, а именно:	Род *Theligonum* имеет много признаков, общих с *Rubiaceae*, как то:

---

[1] Ненюков писал *Thelygonaceae* и *Thelygonum* через «у», в настоящее время употребительна транскрипция этих названий через букву «i». (*И. В.*).

1. Супротивное листорасположение.	1. Простые цельнокрайные супротивные листья.
2. Устьица типа *Rubiaceae*.	2. Устьица построены по типу *Rubiaceae*.
3. Скопление рафид в околоплоднике.	3. Обилие рафид в околоплоднике.
4. Цветки раздельнополые; растения одно- или двудомные.	4. Однополые цветки.
5. Число хромосом 2n=10, 11	5. Число хромосом 2n=10, 11.
6. Развитие ядерного хрящеватого эндосперма, лишенного крахмала.	6. Развитие нуклеарного эндосперма у семян.
7. Характерна многочленность андроцея (2—30).	7. Для мужских цветков характерно сильное варьирование тычинок (6—30).
8. Для *Theligonum* свойственна олигомерия гинецея, приводящая к монокарпии (моноспермии).	8. Завязь представлена одним плодолистиком, хотя вначале закладывается их два.
9. Имеет место протерандрия.	9. Диморфизм цветков.
10. Согнутые семяпочки и такой же зародыш.	10. Кампилотропные семяпочки и подковообразный изогнутый зародыш.
11. Околоцветник простой однорядный.	11. Чашечка отсутствует.
12. Пыльца трехъядерная.	12. Пыльца трехъядерная.
13. Род *Theligonum* в системе *Rubiaceae* должен быть помещен в трибе *Oedenlandieae* или *Galieae*.	13. В рамках сем. *Rubiaceae* род *Theligonum* должен быть отнесен к трибе *Spermacoceae* или *Galieae*.

С. С. Ненюков нашел еще целую серию признаков, сближающих *Theligonum* с представителями сем. *Rubiaceae*, не отмеченных Вундерлих, как, например, окрашенные (буроватые или красноватые) корни, склонность к почернению при гербаризации, раннее развитие боковых побегов (в пазухах семядолей!), четырехгранность стебля и др.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Wunderlich R. (1971). Die systematische Stellung von *Theligonum*. Österr. bot. Zeitschr., 119, 4—5, 329—394.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 XI 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5+576.1 : 582.632.1 (478.9)

Экология и биологическая продуктивность грабовой дубравы Молдавии. Ред. Т. С. Гейдеман. «Штиинца», Кишинев, 1978, 134 с., 23 рис., 35 табл., 195 назв. лит.

I. N. BEIDEMAN, A. T. RACHMANINA, B. N. NORIN. (A REVIEW). ECOLOGY AND BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF HORNBEAM WOODS IN MOLDAVIA

Сотрудники лаборатории флоры и геоботаники Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР под руководством чл.-корр. АН МССР Т. С. Гейдеман предприняли монографическое комплексное описание экологии наиболее широко распространенных типов леса Молдавии (Гейдеман, 1968; Гейдеман, Витко, 1978). К настоящему времени уже опубликованы материалы по гырнецовой, скумпиевой и буковой дубравам (Витко, 1966, 1972; Гейдеман, 1969).

Сейчас вышла в свет очередная монография, посвященная свежей грабовой дубраве с *Quercus petraea* Liebl. Ее авторы Т. С. Гейдеман, А. И. Истратий, В. А. Киртока, С. Н. Лазу.

Основанием для монографии послужили маршрутные лесотипологические обследования 1957—1969 гг., сопровождавшиеся составлением крупномасштабных карт, и стационарное изучение в 1970—1974 гг. на одном из участков грабовой дубравы морфологического и феноритмотипического строения ее ярусов, фитоклимата, фитомассы сообщества и ее химического состава и водного режима растений. При лесотипологическом обследовании были установлены географические закономерности распространения и приуроченности грабовой дубравы к определенным условиям рельефа в Молдавии, таксационные показатели, видовой состав и состав ассоциаций данного типа леса.

Не все характеристики были изучены с одинаковой детализацией, но, несмотря на это, грабовая дубрава описана в книге очень четко.

Ее описание и обсуждение материалов стационарных исследований в монографии строятся по следующему плану: методика (преимущественно стационарных исследований), общая характеристика природных условий, характеристика грабовой дубравы с дубом скальным, характеристика растительности стационарного участка, климат района исследований, особенности водного режима растений, биологическая продуктивность надземной части фитоценозов грабовой дубравы.

Общая характеристика природных условий дана очень кратко — авторы обоснованно считают, что подробные данные можно получить из специальных источников, на важнейшие из которых имеются ссылки. Определенный интерес здесь представляет вопрос о том, что, несмотря на незначительную разницу абсолютных высот (100—429 м), в распределении дубовых лесов, которые представлены формациями Querceta petraeae, Querceta roboris и Querceta pubescentis, в Молдавии четко прослеживается вертикальная поясность.

Следующая глава «Характеристика грабовой дубравы с дубом скальным» в концентрированном виде дает всеобъемлющее представление о распространении этого типа леса в Молдавии, о его структуре и видовом составе ассоциаций. Очень ценной в главе является таблица постоянства и обилия всех видов сосудистых растений в ассоциациях данного типа леса, включающая 127 видов. Жаль, что в списке не даны мхи, встречающиеся в этих дубравах, тем более что их состав изучался, хотя и не с такой детальностью, как состав сосудистых растений (Симонов, 1968).

К достоинству представленного в главе материала нужно отнести то, что авторы дают определения тех понятий, которыми они оперируют при характеристике описываемого типа леса, — приводятся определения лесного фитоценоза, типа леса, ассоциации, а также серии и цикла ассоциаций, в результате чего читатель получает полное представление об объеме объектов, характеризуемых в книге. К одному типу леса (типу лесного биогеоценоза) относится совокупность коренной и производных от нее ассоциаций, составляющих группу ассоциаций. Таким образом, понимание авторами растительного компонента одного типа леса аналогично эпиассоциации В. Б. Сочавы (1968). Определение циклов ассоциаций дано не совсем четко, так как серии в них не объединяются по жизненной форме и по феноритмотипу вида господствующего в синузии подлеска или травяного яруса, как сказано у авторов. В дубовых лесах Кодр различаются 4 цикла ассоциаций: кустарниковый, осоковый, злаковый и разнотравный, т. е. объединение ассоциаций в циклы производится только по жизненной форме в очень широком ее понимании. В работе хорошо, хотя и сжато охарактеризованы все 16 ассоциаций грабовой дубравы, принадлежащих к 4 циклам, в виде таблиц с показателями их строения и полного видового состава. Глава заканчивается схемой эколого-фитоценотических рядов ассоциаций типа свежей грабовой дубравы. На основе данной схемы в Кодрах для стационарных работ был выбран фитоценоз ассоциации Carpineto-Quercetum caricosum, занимающей центральное место в рядах ассоциаций. Характеристика растительности этого стационарного участка, как и общая характеристика типа, дается в очень сжатой форме, что не мешает, однако, достаточно полному представлению о нем у читателя — иллюстрации таблицы несут концентрат информации. Некоторую досаду вызывает то, что планы пробной площади и микрогруппировок лишены масштабов (указываемый масштаб изображения пробной площади М. 1 : 4 — непонятная ошибка, и потому приходится лишь предполагать что, размер участка 50×50 м.) Имеются замечания и по существу приводимого материала. Авторами выделяются 5 феноритмотипов, хотя явно, что их больше — почему-то не выделяется, например, летне-зимнезеленый тип. Несколько странно, что при описании феноритмотипов основные ссылки сделаны на работы Т. К. Горышиной, но совсем не упоминается автор этого понятия И. В. Борисова (1965, 1972). При описании неоднородности сложения травяного яруса авторы оперируют понятием «микрогруппировка», но в действительности они имеют дело с синузиями этого яруса, так как микрогруппировки, по определению П. Д. Ярошенко, охватывают все ярусы на данном месте. Однако если отвлечься от неточности названия, описание явления необычайно интересно, так как оно хорошо демонстрирует отчетливое синузиальное сложение нижних ярусов леса и некоторую самостоятельность их поведения.

Глава «Климат района исследований» названа не совсем точно, так как район в целом характеризуется лишь в небольшом начальном разделе главы, где даны климадиаграммы по Госсену-Вальтеру. В дальнейшем же приводятся данные за ряд лет по фитоклимату стационарного участка: освещенность под пологом леса, температура приземного слоя воздуха и почвы, осадки, влажность воздуха и почвы. Все эти показатели изучены чрезвычайно детально, что дает исчерпывающую характеристику исследованного фитоценоза грабовой дубравы, а вместе с этим и данного типа леса. К досадным неточностям следует отнести то, что по климадиаграмме засушливые периоды продолжаются с середины апреля по июнь и с августа по октябрь, а в тексте же — с середины марта по первую декаду мая и с июля по сентябрь.

Очередная большая глава названа «Особенности водного режима растений грабовой дубравы»; в ней рассмотрен вопрос о содержании воды, водном дефиците и интенсивности транспирации растений древесного (деревья и подрост), кустарникового и травяного (многолетние и однолетние травы и эфемероиды) ярусов — фактически данные получены для всех жизненных форм. Методика исследования не вызывает никаких сомнений; водный режим рассмотрен достаточно полно.

Содержание воды исследовано у молодых и старых листьев, прослежено уменьшение оводненности от весны к лету, сделаны подсчеты содержания воды в надземных органах растений всех жизненных форм, в результате чего установлено преимущественное удержание воды деревьями.

Водный дефицит в листьях растений, как и следовало ожидать, противоположен содержанию воды (водообеспеченности) — наблюдается увеличение водного дефицита в середине лета. Интересен вывод, подтверждающий ранее высказанную рядом авторов мысль о связи дефицита влаги в листьях с микроклиматом (в основном с температурой и влажностью воздуха) при достаточном запасе доступной влаги в почве. При недостатке влаги в почве влияние этих факторов является, как пишут авторы, «внеочередным», т. е. определяющим фактором выступает недостаток доступной влаги в почве. Из трех дубрав (буковой, скумпиевой и грабовой) в последней растения находятся в наиболее благоприятных условиях водообеспеченности.

Всесторонне и очень подробно рассмотрена авторами интенсивность транспирации растений всех жизненных форм грабовой дубравы. Методом кратковременных срезов Иванова установлены дневной и сезонный ходы изменений этого показателя водного режима. Параллельно с определением интенсивности транспирации изучалось физическое испарение с помощью эвапорометров Пиша, установленных на разной высоте от поверхности почвы. Интересно отметить, что интенсивность транспирации древесных и кустарниковых пород максимальна в 13—15 ч, что совпадает с максимумом физического испарения. Кривые дневного хода интенсивности транспирации авторы делят на одно-, двух- и трехвершинные. Нам представляется, что такие же типы кривых можно установить и для сезонного хода. Авторы считают, что одновершинные кривые свидетельствуют о благополучном водоснабжении, а двухвершинные — о неблагоприятном. Этот вывод подтверждает положение, высказанное одним из авторов данной рецензии ранее для засушливых зон, о том, что одновершинная кривая сезонного хода интенсивности транспирации у фреатофитов свидетельствует о нормальном их обеспечении влагой в противоположность переменной кривой у омброфитов в районах с неравномерным выпадением осадков. В грабовой дубраве растения обеспечены влагой, но не всегда равномерно.

На основании изучения интенсивности транспирации и определения массы листьев растений авторы сделали интересную попытку определить общий расход воды разными группами растений, в результате чего ими установлено, что основную массу воды (76.6%) потребляет древостой, в основном дуб.

В последней главе книги «Биологическая продуктивность надземной части фитоценозов грабовой дубравы» приводятся подробные и всесторонние данные по фитомассе древостоя, его подроста, подлеска и травяного покрова; наиболее детализированные сведения приведены по древесному ярусу. Фитомасса травяного яруса как наиболее изменяющегося компонента лесного фитоценоза приводится в динамике за апрель—август по группам жизненных форм (зимнезеленые и летнезеленые многолетники, эфемероиды и однолетники). Для отдельных видов этого яруса масса не приводится, но показана их встречаемость в покрове в разные периоды вегетации. Очень большой интерес представляет итоговая таблица структуры органической массы надземной части фитоценоза грабовой дубравы, в которой приведены данные по общему запасу массы (по структурным элементам всех ярусов), по среднему годичному приросту, опаду и истинному приросту. Из всей массы фитоценоза (238.5 т/га) наибольшую часть составляет древостой (228.3 т/га), в основном дуб скальный, затем граб, липа и клен полевой. В подросте по запасам органического вещества дуб и граб занимают уже иное положение: граб образует бо́льшую по сравнению с дубом массу, что, по мнению авторов, свидетельствует о нежелательной по многим причинам смене дубовых древостоев грабовыми. Следует отметить, что из дубрав, покрывающих Кодры, наибольшей продуктивностью обладает свежая грабовая дубрава, наименее продуктивная — субаридная гырнецовая дубрава.

Особо ценны в данной главе результаты химического анализа растений. Зольных веществ больше всего содержится в древесном ярусе, особенно в стволах и ветвях. Подлесок по содержанию зольных элементов близок к древостою. Та же закономерность наблюдается в лиственничниках и сосняках на Бо́льшом Ушканьем острове на Байкале (Бейдеман и др., 1969). В грабовом дубняке Молдавии преобладающим элементом является кальций, тогда как в южнотаежных лесах Ушканьего острова и в березняках Западной Сибири (Родин, Базилевич, 1965) первое место занимает азот; в европейском широколиственном лесу несколько иное соотношение азота и кальция, нежели в сибирских лесах. Распределение остальных элементов зольного состава в обоих случаях близкое: в грабово-дубовом лесу Молдавии $\mathrm{Ca} > \mathrm{N} > \mathrm{K} > \mathrm{P} > \mathrm{Mg} > \mathrm{Si} > \mathrm{Mn} > \mathrm{Fe}$; в лиственничниках Большого Ушканьего острова — $\mathrm{N} > \mathrm{Ca} > \mathrm{K} > \mathrm{P} > \mathrm{Mg} > \mathrm{Si} > \mathrm{Fe}$.

В целом книгу следует оценить как нужную в хозяйственном и научном планах. В ней рассматривается экологическая сущность фитоценотических отношений в грабовых дубравах Молдавии. Серия выпущенных молдавскими геботаниками книг по гырнецовой, скумпиевой и буковой дубравам дополняется этой работой, и все они в целом дают картину интереснейших и своеобразных широколиственных лесов Молдавской ССР.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н., П. К. Гагарин, В. Н. Паутова. (1969). Продуктивность, запас воды и минеральных веществ в некоторых сообществах южной тайги Большого Ушканьего острова. В кн.: Природа Ушканьих островов на Байкале. М. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 17. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. В кн.: Полевая геоботаника, 4. — Витко К. Р. (1966). Экология гырнецовой дубравы в южной Молдавии. — Витко К. Р. (1972). Экология скумпиевой дубравы в Молдавии. — Гейдеман Т. С. (1968). О классификации лесных фитоценозов Молдавии. В кн.: Дубравы центральной Молдавии. Кишинев. — Гейдеман Т. С. (1969). Буковая дубрава Молдавской ССР. — Гейдеман Т. С., К. Р. Витко. (1978). Экологическая и фитоценотическая характеристика растительности. В кн.: Исследования Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР(1947—1977 гг.). Кишинев.— Родин Л. Е., Базилевич Н. И. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — Симонов Г. П. (1968). Мхи Центральной Молдавии. В кн.: Дубравы Центральной Молдавии. Кишинев. — Сочава В. Б. (1968). Растительные сообщества и динамика природных систем. Докл. Инст. географии Сибири и Дальн. Востока, 20.

И. Н. Бейдеман, А. Т. Рахманина, Б. Н. Норин.

Лимнологический институт СО АН СССР,
Листвeничное,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IV 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Studia phytologica (Dissertaciones ex parte utiles ad studia comparativa vegetationis Mecsekensis). In honorem jubilantis A. O. Horvát. MTA Pécsi bizotsága, Pécs, 1977, 164 old.

Фитологические исследования (Материалы для сравнительного исследования растительности Мечекских гор). Посвящается юбиляру А. О. Хорвату. Венгерская академия наук, отделение в г. Пече, Печ, 1977, 164 с.

S. M. STOIKO. (A REVIEW). PHYTOLOGICAL STUDIES (MATERIALS FOR COMPARATIVE INVESTIGATION OF MECHEK MOUNTAINS VEGETATION). 1977

Венгерская академия наук издала сборник ботанических работ, посвященный 70-летию со дня рождения флориста и геоботаника А. О. Хорвата — знатока флоры и растительности Мечекских гор, расположенных в юго-западной части Венгрии.

Мечекские горы чрезвычайно интересны в ботанико-географическом отношении. Как отмечает Браун-Бланке, опубликовавший в данном сборнике рецензию на монографическую работу А. О. Хорвата, посвященную растительному покрову этой горной системы, здесь встречаются и в коренных растительных группировках становятся родственными средиземноморские и восточноевропейские элементы флоры.[1]

Рецензируемый сборник включает 26 статей, написанных ботаниками из 20 стран Европы, Северной Америки, Азии, на английском, немецком, французском и русском языках

Излагаем краткий критический обзор публикаций, обращая особое внимание на те, которые представляют интерес для советских ботаников.

Геоботанические и биогеоценологические статьи

Основная часть работ этого направления посвящена лесным и луговым сообществам отдельных стран.

Результаты биогеоценологических исследований, проведенных в 1975 г. в буковых горах северо-восточной Венгрии во время биогеографической экскурсии Географического института Саарландского университета, излагают в статье Й. Герген, Й. Шмитгюзен и Г. Шрейбер «Биогеоценологические исследования в Буковом горном регионе» (J. Goergen, J. Schmithüsen, H. Schreiber. BRD. Biogeocoenologische Studien im Bükk-Gebirge). Авторы изучали температуру почвы и приземных слоев воздуха, испарение и влажность воздуха, а также количественный состав почвенной фауны в лесных фитоценозах Querceto—Carpinetum, Quercetum (thermophilum), Melico—Quercetum и Asperulo—Fagetum. В пределах фитоценозов приведен список следующих групп чешуекрылых: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Satyridae, Lycaenidae, Hesperidae. На диаграммах показано наличие представителей различных систематических групп почвенных антроподов и других беспозвоночных.

Р. Гундт в статье «К вопросу о ботанико-географическом положении Arrhenatheretum elatioris в Мечекских горах» (R. Hundt, DDR. Zur pflanzengeographischen Stellung des Arrhenatheretum elatioris im Mecsekgebiet) показал ботанико-географическую общность и разницу формации райграса высокого в районе Мечека в юго-восточной части ареала Arrhenatherion в среднеевропейском центре распространения и в северо-западной окраинной зоне распространения данного союза. Климадиаграммы подтверждают, что район исследования расположен в среднеевропейской, точнее в атлантической климатической зоне.

---

[1] J. Braun-Blanquet, (1977). *Рецензия.* Horvát A. O. Die Vegetation des Mecsekgebirges und seiner Umgebung. Budapest, 1972. В кн.: Studia phytologica (Dissertationes ex parte utiles ad studia comparativa vegetationis Mecsekensis). Pécs, MTA Pécsi bizotsága.

Интересные ботанико-географические данные о распространении в Центральной Европе ряда средиземноморских и субсредиземноморских видов излагает Э. Хюбл в статье «Западно-паннонский регион как родина группы южных растений в сравнении с юго-западной частью Центральной Европы», (E. Hübl, Austria. Das westpannonische Gebiet als Heimat südlicher Pflanzensippen im Vergleich zum südwestlichen Mitteleuropa). Автор характеризует экологические условия распространения таких южноевропейских видов, как *Ilex aquifolium*, *Daphne laureola*, *Ruscus aculeatus*, *R. hypoglossum*, *Quercus cerris*, *Fraxinus ornus*, *F. angustifolia*, *Tilia argentea*, *Acer monspessulanum* и целого ряда других.

Е. Айхингер в статье «*Medicago carstiensis* Wulfen и ее фитоценотические связи с территорией Каринтии» (E. Aichinger, Austria. *Medicago carstiensis* Wulfen und ihr Assoziationsanschluss in Kärnten) дает фитоценологическую оценку иллирийскому флористическому элементу *Medicago carstiensis*, который распространен на сухих известняковых теплых склонах и может служить дифференцирующим видом при выделении субассоциаций в группировках Querceto—Carpinetum, Fraxineto orni—Ostryetum и Phleeto—Pulsatilletum nigricantis.

Г. Пассарже в статье «Potentillo—Quercetum s. l. на северо-западной границе своего распространения» (H. Passarge, DDR. Potentillo—Quercetum s. l. an der NW-Grenze) обосновывает фитоценологическое разделение ассоциации Potentillo—Quercetum s. l. на три ассоциации, а именно: Potentillo—Quercetum roboris s. str., Trifolio—Quercetum petreae и Vicio cassubico—Quercetum ass. nov. Приведена сравнительная фитоценологическая характеристика выделенных ассоциаций, которые рассматриваются как экстразональные формы сарматских липово-дубовых лесов (Dactylo—Quercion) и поэтому еще принадлежат к союзу Carpino—Fagion.

Эколого-фитоценологическому исследованию альдрованды посвящена работа В. Пиетча «К вопросу изучения социологии и экологии *Aldrovanda vesiculosa* L. в центральной и юго-восточной Европе» (W. Pietsch, DDR. Zur Soziologie und Ökologie von *Aldrovanda vesiculosa* L. in Mittel- und Südost-Europa). На основании 206 фитоценологических описаний из 78 европейских участков дана оценка фитоценологических условий альдрованды. В центральной и восточной Европе она встречается в группировке Utricularietea и должна рассматриваться как характерный вид сообщества Utricularia minor—Aldrovanda. В юго-восточной Европе, в том числе и в паннонском регионе, альдрованда хорошо растет в группировке Lemnetea и является характерным видом Spirodelo—Aldrovandetum.

Р. Кнапп в статье «Субконтинентальные ксеротермные смешанные дубовые леса в районе Гессена и средней части рейнского бассейна» (R. Knapp, BRD. Subkontinentale xerotherme Eichen-Mischwälder in Hessen und im mittleren Rhein-Gebiet) дает общую характеристику ксеротермных смешанных дубовых лесов (Quercetalia pubescenti—petraeae), имеющих основное распространение в субсредиземноморской части южной и юго-восточной Европы. Они встречаются также в паннонском регионе. В районе Гессена и среднего течения Рейна проходит северо-западная граница этих лесов. В работе изложена фитоценотическая характеристика асс. Potentillo albae — Quercetum s. l. (подсоюз Potentillo—Quercion, Quercetalia pubescenti—petraeae), исследованная автором в упомянутом районе.

В работе Р. Нейгейзля и З. Нейгейзеловой-Новотной «Cynancho—Quercetum Passarge 1957 в Чехии» (R. Neuhäusl, Z. Neuhäuslová-Novotná, ČSSR, Cynancho—Quercetum Passarge 1957 in den Tschechischen Ländern) изложена фитоценологическая характеристика ассоциации Cynancho—Quercetum в Чехии. Данная ассоциация представляет собой субксерофильную группировку, распространенную в окраинных районах ксеротермной флоры Центральной Европы. Установлены родственные флористические связи этой ассоциации с субсредиземноморской ассоциацией Lithospermo—Quercetum. Исследованная ассоциация разделена на три отличительные по типам условий местопроизрастания субассоциации — Cynancho—Quercetum typicum, C.—Q. poetosum nemoralis и C.—Q. caricetosum humilis.

В статье П. Фукарека «Распространение буковых лесов в юго-западном районе Паннонии »(P. Fukarek, Jugoslavia. Die Verbreitung der Buchenwälder in dem Südwestlichen Raum Pannoniens) решается проблема регионально-географического расчленения буковых лесов Южной Европы на фитоценологической основе. На территории Югославии автор выделяет следующие ботанико-географические районы буковых лесов:

1) Fagion medioeuropaeum (Альпы и предальпийский район Словении); 2) F. illyricum (Динарские горы, Западная Кроатия, Босния и Герцеговина, Мантенегро); 3) F. circupannonicum (район восточной Словении и Северо-Западной Кроатии, Славония, Северная Босния, Северо-Западная Сербия, Мечек); 4) F. moesiacum (восточная и южная Сербия, восточная Македония, Болгария и др.); 5) F. dacicum (subcarpaticum) (южные отроги Карпат и северо-восточная Сербия).

Буковые леса Мечека в Венгрии, согласно исследованиям А. О. Хорвата, принадлежат к околопаннонскому региону.

Д. Рауш в статье «Геоботаническое исследование лесов в бассейне Спачвы в Кроатии» (D. Rauš, Jugoslavia. Vegetationsuntersuchungen in der Wäldern des Spačva—Beckens in Kroatien) излагает лесоводственную характеристику знаменитых славонских лесов. В Славонии автор выделяет четыре растительные зоны: зону грабово-дубовых лесов из дуба черешчатого, грабово-дубовых лесов из дуба скального, горных буковых и буково-пихтовых лесов.

В бассейне Спачвы описаны следующие лесные группировки: Carpino betuli—Quercetum roboris typicum Rauš, Carpino betuli—Quercetum roboris quercetosum cerris Rauš, Carpino betuli—Quercetum roboris fagetosum Rauš, Genisto elatae—Quercetum roboris caricetosum remotae Horv., Genisto elatae—Quercetum roboris aceretosum tatarici Rauš, Leucoio—Fraxinetum angustifoliae typicum Glau., Frangulo—Alnetum glutinosae typicum Rauš, Frangulo—Alnetum glutinosae ulmetosum laevis Rauš, Salici—Populetum prov.

Изложена видовая структура грабово-дубовых лесов из дуба черешчатого и таксационная характеристика основных типов.

Обзору растительности субальпийского пояса юго-западной части Франции посвящена статья А. Аршилока и Л. Бореля (A. Archiloque, L. Borel, France. Apercu sur la Végétation des Prealpes Sud-Occidentales Françaises). Дан геоботанический очерк растительного покрова в окрестностях Дюранеа и Вара в пределах высот 1500—2000 м. Описаны луговые группировки *Sesleria argentea* ssp. *cylindrica*, произрастающей в пределах 1300—1900 м. Их компонентами являются *Lavandula officinalis*, *Avena sempervirens*, *Astragalus sempervirens*. На обрывах произрастает пиренейско-субатлантический вид *Molopospermum cicutarium*, *Echinops sphaerocephalus*. Кустарниковые группировки образует *Juniperus thurifera*, подымающийся до высоты 1800 м.

Вкратце охарактеризованы буково-еловые леса с *Taxus baccata*, *Paeonia officinalis*, *Prunus brigantiaca*, луговая растительность субальпийских вершин и каменистых россыпей.

Статья Е. Пигнатти Викус, С. Пигнатти «Растительность в серпантинных условиях местопроизрастания в Северных Апеннинах» (E. Pignatti Wikus, S. Pignatti, Italia. Die Vegetation auf Serpentinstandorten in den Nördlichen Apenninen) посвящена изучению экологических и фитоценологических особенностей растительности на серпантинах Апеннин южнее Павиа. Описаны три новые сообщества: Sedo—Asplenietum cuneifolii, принадлежащего к союзу Asplenion serpentini, а также Alysso—Sedetum albi и Alysso—Euphorbietum ligusticae, входящие в союз Alyssion bertolonii. Растительность серпантин богата эндемичными видами и серпантинными морфами.

Обзор растительности Каталонии изложен в статье О. де Болоса (Oriol de Bolós, España. Considérations sur la végétation des Pays Catalans). Пользуясь методикой Браун-Бланке, автор дает геоботаническую характеристику растительности приморской зоны (Oleo—Ceratonion, Rosmarino—Ericion), дубовых (Violo—Quercetum fagineae, Buxo—Quercetum pubescentis, Quercetum ilicis galloprovinciale, Quercetum rotundifoliae), сосновых (Deschampsio—Pinion, Pino—Juniperetum sabinae), буковых (Scillo—Fagetum, Helleboro occidentali—Fagetum) лесов, а также зонально-климаксовых группировок высокогорья (Saxifrago—Rhododendretum ferruginei, Pumilo—Festucetum supinae).

Мирослав М. Грантнер в статье «Заметки о Cakiletum edentulae в национальном парке Фориллон в Квебеке» (Miroslav M. Grandtner, Canada. Note sur le Cakiletum edentulae du Parc National Forillon, Quebec) приводит результаты фитоценологических, эдафических и хорологических исследований данной ассоциации, а также сравнение с аналогичной группировкой, описанной на островах Маделлен.

Работа Макато Нуматы посвящена листопадным лесам Японии (Makato Numata, Japan. Deciduous Forests in Japan). Автор излагает общую ботанико-географическую характеристику трех климатических зон —арктической (климаксовые формации Vaccinio—Piceetea, Abietum mariessii), холодно-умеренной (климаксовая формация Fagion crenatae) и тепло-умеренной (климаксовая формация Camellietea japonica). Указаны отличительные фитоценотические черты буковых лесов Японии от данной формации в Евразии и Северной Америке — наличие подлеска из карликовых бамбуков и таких характерных для побережья Японского моря вечнозеленых кустарников, как *Camelia japonica* var. *decumbens*, *Aucuba japonica* var. *borealis*, *Ilex leucoclada* и др.

Для холодно-умеренной зоны приводится список 18 характерных лесных и кустарниковых группировок: Fagus crenata—Sasa kurilensis, Fagus crenata—Quercus mongolica, Populus maximowiczii—Toisusu urbaniana, Quercus dentata и др.

В конце статьи дается список 9 вторичных листопадных лесных группировок. Quercus mongolica var. crosserrata, Q. mongolica var. crosserrata—Castanea crenata, Q. serrata—Castanea crenata и др.

Флористические статьи

Знаток семейства орхидных Лесли А. Гараи (Leslie A. Garay, USA) в статье «*Horvatia* — новый род орхидных с описанием» «*Horvatia*, Gen. nov. *Orchidearum*. . .cum affectione») приводит описание нового рода эпифитной орхидеи *Horvatia andicola* Garay sp. nov., найденного им в Эквадоре и названного в честь юбиляра. В настоящее время автор готовит монографическую работу об орхидных по заказу Шведского музея естественной истории и Ботанического института в Гётеборге.

Ф. Фукарек в работе «О распространении *Reseda luteola* и *R. lutea* в северной части ГДР» (F. Fukarek, DDR. Über die Verbreitung von *Reseda luteola* und *R. lutea* im Nordem der DDR) приводит новые данные (4 карты) о естественном и антропогенном распространении в Европе резеды желтой — средиземноморско-атлантическо-субатлантического вида — и резеды красильной — средиземноморского и восточноазиатского вида.

Интересные результаты исследования саблевидного роста деревьев на горных склонах приведены в статье Г. Ф. Линскенса, Ц. ван Фрунговена и Е. Ийзермана «О саблевидной форме у лесных деревьев — наблюдения за формой роста на склонах» (H. F. Linskens, C. van Vroonhoven, E. Ijzerman, Niederland. Über den Säbelwuchs bei Waldbaumen—Beobachtungen über die Schaftform in Hanglagen). Кривизна роста изучалась у березы бородавчатой, каштана съедобного, бука лесного, дуба черешчатого, рябины и сосны обыкновенной. Выделены 4 типа кривизны. Установлено, что саблевидный рост является специфической формой приспособления роста дерева к склоновым условиям местопроизрастания. Сомнительно, чтобы почвенные условия были причиной подобного роста стволов.

Природоохранные статьи

Статья Аскелла Леве «Генетические основы биологической охраны» (Askell Löwe, USA. Genetical background of biological conservation) посвящена актуальным в настоящее время вопросам сохранения всего генетического разнообразия живой природы, необходимого для ее эволюции. Пока не изучены взаимоотношения отдельных компонентов в генетическом пуле жизни, следует повременить с полным искоренением даже наиболее опасных бактерий и вирусов, так как может оказаться, что при соответствующих контролируемых условиях они могут иметь определенное значение в жизненной цепи, а полностью уничтоженный ген никогда не сможет быть восстановлен. Цель биологической охраны, базирующейся на генетических принципах, заключается в защите или противодействии редукции любого генетического пула до опасного уровня, при котором становится невозможным его восстановление. В противном случае могут произойти исчезновение важных генов или эрозия генного разнообразия. Эффективная охрана генетического разнообразия видов требует, чтобы они охранялись вместе с другими компонентами экосистем, к которым они принадлежат. Для этой цели предлагается широкая сеть специально подобранных в различных экологических условиях суши и океанов строгих резерватов во всех широтных зонах и меридиональных секторах.

В статье С. М. Стойко «Принципы охраны редкостных видов дендрофлоры Украинских Карпат путем заповедания» изложена структура геосозологии как системы природоохранных наук, в которой выделено 13 научных отраслей. Определены задачи фитосозологии, которая должна заниматься охраной растительного мира, являющегося биоэнергетической основой функционирования биосферы.

Показана географическая и экологическая специфика охраны растительного мира горных регионов, характеризующихся, с одной стороны, богатым видовым составом флоры и гетерогенностью растительного покрова, и, с другой, уязвимостью при нежелательном антропогенном влиянии.

Обоснованы принципы охраны дендрофлоры Украинских Карпат (ботанико-географический, фитоисторический, генетический, экологический, хозяйственный, рекреационный). Приведен список 53 редкостных, реликтовых и эндемических видов, разновидностей и форм, подлежащих охране.

Статья Барбу Данцау «Ландшафтная экология и сельскохозяйственное планирование» (Barbu Danzau, BRD. Landschaftsökologie und Agrarleitplanung) посвящена экологическому анализу ландшафта, который в современных условиях служит не только географическим пространством для сельскохозяйственного и лесохозяйственного производства, но также местом для отдыха населения, поэтому планирование ландшафта должно быть составной частью любого соответствующего планирования, регионального, строительного и пр.

М. Рихновская в статье «Знание полунатуральных лугов для экологической стабилизации ландшафтов Чехословакии» (M. Rychnovská, ČSSR. The Importance of Seminatural Grassland for the Ekological Stability of Landscape in Czechoslovakia) отмечает структурные и функциональные положительные свойства луговых экосистем в сравнении с агроценозами, характеризует экономическое и экологическое значение их надземной и подземной фитомассы. На примере ЧССР, расположенной в лесной зоне Центральной Европы, она указывает на важное значение луговых биомов в поддержании экологической стабильности денатурализованных ландшафтов.

Хотя не все опубликованные статьи непосредственно касаются сравнительного исследования флоры и растительности Мечекских гор, рецензируемый сборник позволяет ознакомиться с новейшими геоботаническими, флористическими и природоохранными работами и методикой исследований ряда ботаников Европы, Азии и Северной Америки.

С. М. Стойко.

Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР.

Получено 10 VII 1978.

УДК 019.9415002.01 : 581.524.4 (477.75)

Н. И. Рубцов. Растительный мир Крыма. Научно-популярный очерк. Симферополь. «Таврия», 1978, 128 с. с илл. Тираж 50 000 экз. Ц. 40 коп.

V. G. YENA, I. V. KRYUKOVA, *N. I. RUBTSOV.* PLANT WORLD OF CRIMEA

Недавно вышла из печати новая научно-популярная книга «Растительный мир Крыма», написанная заслуженным деятелем науки УССР профессором Н. И. Рубцовым. Автор книги — известный исследователь природы Крымского полуострова. Под его руководством в 1969 г. завершена публикация трехтомной «Флоры Крыма», начатой Е. В. Вульфом еще в 1927 г., поэтому рецензируемая книга даже при небольшом ее объеме (около 6 печатных листов) содержит очень богатую информацию, отличающуюся высоким научным уровнем и достоверностью.

Автору удалось в популярной форме познакомить читателя с результатами многолетнего изучения флоры и растительности Крыма. Наряду с обсуждением некоторых общих вопросов (роль растений в жизни человека, насущная необходимость охраны природы) автор подробно охарактеризовал видовой состав флоры Крыма (численность, наиболее полно представленные семейства), было проведено сравнение флористического богатства Крыма с некоторыми средиземноморскими регионами, а также с Молдавией и Сахалином. Интересно рассказано об особенностях географического распространения произрастающих в Крыму растений, объяснены такие понятия, как «ареал», «эндем», затронуты вопросы происхождения флоры Крыма, показано значение географического анализа флоры при интродукции растений.

Читатель узнает о разнообразных группах полезных растений, обитающих в Крыму, а также о некоторых адвентивных видах (главным образом опасных сорняках), проникших на территорию полуострова в сравнительно недавнее время.

Главной по объему и содержанию частью книги является глава «Растительные сообщества Крыма». В ней достаточно подробно охарактеризованы главные пояса растительности полуострова. Автор являлся организатором и участником геоботанического картирования Крыма и сумел в популярной форме изложить большой фактический материал. В конце этой главы приводится картосхема геоботанических районов Крыма, что помогает наглядно представить распределение по полуострову описываемых растительных группировок.

Через всю книгу проходит идея охраны природы. Этому вопросу посвящена и специальная (заключительная) глава «Беречь природу — беречь жизнь». Здесь автор не только обсуждает общие вопросы охраны природы, но касается также конкретных задач, стоящих перед крымскими ботаниками и общественностью. В связи с широким развитием туризма и посещаемости Крыма «давление» человека на природу здесь становится особенно заметным и может иметь опасные последствия. Автор знакомит читателя с конкретными мерами, принимаемыми в Крыму для сохранения горно-лесной растительности (организация новых заповедников), а также с некоторыми решениями областных и городских органов Советской власти, направленными на сохранение наиболее ценных растений крымской флоры. Здесь же дается описание некоторых особенно редких из них, требующих тщательной охраны.

Правда, нам кажется, что в популярном издании полезнее было бы подробно остановиться не на редчайших растениях, немногочисленные местонахождения которых должны быть известны главным образом специалистам, а на растениях менее редких, но массово уничтожаемых. Главным образом это декоративные или лекарственные виды, являющиеся объектом частной торговли (*Galanthus plicatus*, *Tulipa schrenkii*, *Pulsatilla taurica*, *Adonis vernalis*, *Paeonia taurica* и др.), нуждающиеся в охране общественности.

В тексте приводятся главным образом русские названия растений, что, конечно, облегчает пользование книгой читателям, не имеющим специального ботанического образования. Однако в конце дан полный алфавитный список упомянутых растений (342 вида) с их латинскими названиями. Это повышает точность изложения и делает возможным использование книги как справочного пособия для студентов, учителей и экскурсоводов.

В целом книга «Растительный мир Крыма» является, по нашему мнению, образцом научно-популярного издания. Стиль изложения и язык делают ее доступной для самых широких слоев читателей, а большой объем научной информации — ценным справочником для всех любителей природы.

Следует указать на некоторые досадные погрешности или неточности, допущенные автором в тексте.

При описании редких растений крымской флоры автор упоминает безвременник анкарский, который «быстро исчезает из-за массовых сборов в букеты». Такие сборы невозможны по причине исключительной редкости растения! Иглица подъязычная не идет на метлы и веники (это относится только к иглице понтийской), а используется для продажи.

Говоря о произрастающих в Крыму крымско-кавказско-малоазиатских видах, автор называет сосну пицундскую и ее крымскую разновидность — сосну Станкевича. Создается впечатление, что в Крыму встречаются как типичная *Pinus pithyusa*, так и ее крымская разновидность. На самом деле в Крыму произрастает только последняя. Говоря об эспарцете яйлинском, автор указывает, что его ближайший родственник — эспарцет киноварно-красный (*Onobrychis miniata*) «встречается на Кавказе». Следует добавить, что *O. miniata* произрастает и в Крыму, являясь здесь самым распространенным видом эспарцета.

Подобные небольшие неточности имеются и в некоторых других местах текста, однако они не снижают общих достоинств книги, которая станет верным спутником всех любителей природы во время их экскурсий.

Что касается полиграфического исполнения книги, то следует признать удачным наличие рисунков, заставок, подбор шрифтов. Однако жаль, что обложка выполнена из тонкой легко мнущейся бумаги, ведь такой книгой обычно пользуются в полевых условиях многие годы.

В. Г. Ена, И. В. Крюкова.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 28 IV 1978.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

6 февраля 1979 года состоялось заседание Президиума ВБО, на котором главный редактор Ботанического журнала акад. Е. М. Лавренко обратился в Президиум с просьбой освободить его от исполнения обязанностей главного редактора. Президиум удовлетворил просьбу Е. М. Лавренко и выразил ему глубокую благодарность за многолетнюю работу на этом посту. Благодаря его широкой эрудиции, принципиальности и доброжелательности Ботанический журнал превратился в самый авторитетный печатный орган ботанической науки Советского Союза. Президиум ВБО просил Е. М. Лавренко остаться в составе редколлегии Ботанического журнала, на что Евгений Михайлович дал согласие.

Ученый секретарь ВБО
доктор биологических наук
В. И. Василевич.

Vol, LXIV *№ 8*

August, 1979

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

A. V. Galanin, G. I. Neugodova, S. F. Shushkova. Occurrence of plant species in the phytogenic field of *Deschampsia caespitosa* (l.) Beauv. (*Poaceae*) 1073

Z. G. Bespalova, I. V. Borissova. Germination peculiarities of cariopses of *Stipa* L. (*Poaceae*) 1081

V. V. Ukraintseva, Yu. P. Kozhevnikov. The vegetation of Kirgiljach mammoth find region (the upper part of Kolyma river basin) 1091

N. A. Spasskaya. Chromosome numbers of species of the genus *Cardamine* L. (*Brassicaceae*) from the European part of the U.S.S.R. 1099

R. P. Shchelkunova. Accretion of fodder lichens and their distribution in Northern Enissey region 1111

T. V. Daletskaya, M. G. Nikolaeva, M. V. Rasumova. The investigation of gibberellin and kinetin role in breaking deep dormancy of *Acer tataricum* (*Aceraceae*) seeds 1122

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1129

G. S. Rozenberg. Modern concepts about a nature of the distribution of populations along environmental gradients as the basis of ordination techniques. (1129)

A. F. Luknitskaya, G. M. Mordvintseva. On the technique of isolation of clonal cultures of algae from the order *Desmidiales*. (1137).

REPORTS 1139

E. N. Nemirovich-Danchenko. Flowering and pollination of peonies introduced in Leningrad district. (1139). — **E. A. Khodachek.** On the fruiting of arctic plants (Western Taimyr). (1147). — **N. P. Starshova.** Germination biology of seeds of *Phellodendron amurense* Rupr. (*Rutaceae*). (1159). — **M. M. Ivanova.** Finds in the flora of north-eastern part of Irkutsk district (Mamsko-Chuisky region). (1168). — **N. N. Davydova, I. S. Trifonova.** Diatoms of plancton and bed sediments and chlorophyll concentration in sediments of two different type lakes of Karelian isthmus as indicators of eutrophication process. (1174). — **M. M. Storozheva.** Adventive plants in the flora of Kytlym mountains (Urals). (1183). — **N. I. Lairand, N. V. Lovelius, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.** Effect of anthropogenic influences on the accretion of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) in the Bratsk region. (1187). — **I. A. Grudzinskaya, V. V. Chernic.** Note concerning rudimentary nectaries in *Ulmus* L. (*Ulmaceae*). (1195). — **V. M. Kosykh, V. V. Korzhenevsky.** On some rare and neglected ferns of Crimea. (1197). — **B. I. Dulepova, N. V. Umanskaya.** New locations of plant species rare for Dauria. (1199). — **D. Kurbanov.** New species of Turkmenistan flora. (1200). — **E. P. Matveyeva.** Askania-Nova today. (1201).

HISTORY OF SCIENCE 1206

I. T. Vasilchenko. On the work «Taxonomic position of the family *Thelygonaceae*» by S. S. Nenyukov. (1206).

REVIEWS 1208

I. N. Beideman, A. T. Rakhmanina, B. N. Norin. (A review). Ecology and biological productivity of hornbeam forest in Moldavia. (1208). — **S. M. Stoiko.** (A review.). Phytological studies (Materials for comparative investigation of Mechek mountains vegetation). 1977. (1212). — **V. G. Yena, I. V. Kryukova.** *N. I. Rubtsov.* Plant world of Crimea. (1217).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. В. Галанин, Г. И. Неугодова, С. Ф. Шушкова. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (*Poaceae*) 1073

З. Г. Беспалова, И. В. Борисова. Всхожесть и особенности прорастания зерновок ковылей *Stipa* L. (*Poaceae*) 1081

В. В. Украинцева, Ю. П. Кожевников. Растительный покров района находки киргиляхского мамонтенка (верховья Колымы) 1091

Н. А. Спасская. Хромосомные числа видов рода *Cardamine* L. (*Brassicaceae*) европейской части СССР 1099

Р. П. Щелкунова. Прирост кормовых лишайников и их распространение на Енисейском Севере 1111

Т. В. Далецкая, М. Г. Николаева, М. В. Разумова. Изучение роли гибберелловой кислоты и кинетина в нарушении глубокого покоя семян *Acer tataricum* (*Aceraceae*) 1122

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1129

Г. С. Розенберг. Современные представления о характере распределения популяций по градиентам среды как основе ординационных методов. (1129). — **А. Ф. Лукницкая, Г. М. Мордвинцева.** К методике выделения клональных культур десмидиевых водорослей (пор. *Desmidiales*). (1137).

СООБЩЕНИЯ 1139

Е. Н. Немирович-Данченко. Цветение и опыление пионов при интродукции в условиях Ленинграда. (1139). — **Е. А. Ходачек.** О плодоношении арктических растений (Западный Таймыр). (1147). — **Н. П. Старшова.** Биология прорастания семян *Phellodendron amurense* Rupr. (*Rutaceae*). (1159). — **М. М. Иванова.** Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамско-Чуйский район). (1168). — **Н. Н. Давыдова, И. С. Трифонова.** Диатомеи планктона и донных отложений и содержание хлорофилла в осадках двух разнотипных озер Карельского перешейка как показатели процесса эвтрофирования. (1174). — **М. М. Сторожева.** Адвентивные растения во флоре Кытлымских гор (Урал). (1183). — **Н. И. Лайранд, Н. В. Ловелиус, А. А. Яценко-Хмелевский.** Влияние антропогенных воздействий на прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в районе города Братска. (1187). — **И. А. Грудзинская, В. В. Черник.** Заметка по поводу рудиментарных нектарников у *Ulmus* L. (*Ulmaceae*). (1195). — **В. М. Косых, В. В. Корженевский.** О некоторых редких и забытых папоротниках Крыма. (1197). — **Б. И. Дулепова, Н. В. Уманская.** Новые местонахождения редких для Даурии видов растений. (1199). — **Д. Курбанов.** Новинки флоры Туркменистана. (1200). — **Е. П. Матвеева.** Аскания-Нова сегодня. (1201).

ИСТОРИЯ НАУКИ 1206

И. Т. Васильченко. О работе С. С. Ненюкова «Систематическое положение семейства *Thelygonaceae*». (1206)

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1208

И. Н. Бейдеман, А. Т. Рахманина, Б. Н. Норин. *Рецензия.* Экология и биологическая продуктивность грабовой дубравы Молдавии. (1208). — **С. М. Стойко.** *Рецензия.* Фитологические исследования (Материалы для сравнительного исследования растительности Мечекских гор). 1977. (1212). — **В. Г. Ена, И. В. Крюкова.** *Н. И. Рубцов.* Растительный мир Крыма (1217).

В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГА» ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

Высокогорная флора Станового нагорья. Состав, особенности и генезис. 1972. 272 с. 1 р. 65 к.

Становое нагорье — обширная высокогорная страна, расположенная около северной части Байкала. Свыше 600 видов сосудистых растений образуют высокогорную флору нагорья. Для каждого из них в книге указаны высотные пределы существования, условия обитания и распространение. С помощью оригинального метода количественного анализа вскрыты особенности и генезис флоры. Показана роль полиплоидии и гибридизации во флорогенезисе. Самостоятельное значение имеют карты распространения растений.

Книга интересна для ботаников различного профиля, включая специалистов по растительным ресурсам, а также для палеогеографов и студентов.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. 1976. 788 с. 5 р. 26 к.

Монография является результатом исследования семейства злаков (*Poaceae* или *Gramineae*), представленного в СССР 993 видами из 177 родов. В ней приводятся описания триб, родов и внутриродовых подразделений злаков флоры СССР, сведения об экологии и географическом распространении видов и подвидов злаков, их важнейшая синонимика, имеются расширенные ключи для определения родов, видов и подвидов, а также краткие сведения о хромосомных числах. В монографии приведены новейшие данные в отношении анатомо-морфологических особенностей злаков, их происхождения и основных направлений эволюции, список важнейшей литературы по злакам и систематический указатель.

Книга предназначена для ботаников различных специальностей, а также для студентов и других лиц, интересующихся злаками.

Александрова М. С. Рододендроны природной флоры СССР. 1975. 112 с. 53 к.

Астров А. В. Ботанические сады Центральной Европы. 1976. 118 с. 58 к.

Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. Тимирязевские чтения. XXXV. 1975. 50 с. 20 к.

Васильченко И. Т., Васильева Л. И. Гербарии Советского Союза. Справочник. 1975. 60 с. 27 к.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. 1975. 422 с. 3 р.

Кротова З. Е., Ярина О. А. Интродукция декоративных травянистых растений в условиях Крайнего Севера. 1977. 160 с. 1 р. 10 к.

Пименов М. Г. Перечень растений — источников кумариновых соединений. 1971. 200 с. 1 р. 20 к.

Сад непрерывного цветения. 1975. 134 с. 64 к.

Скворцов А. К. Гербарий. Пособие по методике и технике. 1977. 199 с. 1 р. 08 к.

Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. 1977. 219 с., 2 р. 40 к.

Тропические и субтропические растения. 1976. 156 с. 78 к.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. 1976. 788 с. 5 р. 26 к.

Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. 1977. 134 с. 90 к.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 96. 1975. 102 с. 91 к. В выпуске публикуются данные о росте и цветении средиземноморских растений в субтропиках Черноморского побережья, интродукции

пшенично-пырейных гибридов в Донбассе, некоторых видов тростника в дельте Волги, о развитии сосны эльдарской в Туркмении, обсуждаются пути биохимической эволюции и специализации родов Festuca и Poa и особенно обмена веществ у интродуцентов; приводятся результаты изучения прорастания и жизнеспособности семян некоторых травянистых растений, данные о влиянии ультрафиолетового и γ-излучения на разитие гладиолусов и семена клематисов; сообщается о находках новых видов, описывается вредная фауна цветочных растений в оранжереях.

Книга рассчитана на специалистов разных областей ботаники.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 98. 1975. 92 с. 58 к.

В выпуске публикуются результаты научных исследований, проведенных в Главном ботаническом саду и в системе ботанических садов по основным разделам тематики (интродукция и акклиматизация, отдаленная гибридизация, селекция, охрана природы, зеленое строительство), а также сообщения о текущей научной работе в ботанических садах.

Рассчитан на научных сотрудников ботанических садов, ботаников, агрономов и на широкие круги любителей-растениеводов.

Новые пищевые растения для Сибири (плодовые, ягодные, овощные, зерновые). 1978. 230 с. 2 р. 10 к.

В сборнике представлены итоги и направления работ за последние 5—6 лет по интродукции и акклиматизации пищевых растений местной и инорайонной флор. Публикуемые материалы охватывают вопросы экологии и систематики, биологии роста и развития, изменчивости и формообразования, зимо- и холодоустойчивости, продуктивности и пищевой ценности интродуцентов, которые могут быть использованы для селекции и введения в культуру.

Книга представляет интерес для интродукторов, ботаников-ресурсоведов, селекционеров, учителей-биологов.

Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазина «Книга — почтой» «Академкнига»:

480091 Алма-Ата, 91, ул. Фурманова, 91/97; **370005 Баку,** 5, ул. Джапаридзе, 13; **734001 Душанбе,** проспект Ленина, 95; **252030 Киев,** ул. Пирогова, 4; **443002 Куйбышев,** проспект Ленина, 2; **197110 Ленинград,** П-110, Петрозаводская ул., 7; **117192 Москва,** В-192, Мичуринский проспект, 12; **630090 Новосибирск,** 90, Морской проспект, 22; **620151 Свердловск,** ул. Мамина-Сибиряка, 137; **700187 Ташкент,** ул. Дружбы народов, 6; **450059 Уфа,** 59, ул. Р. Зорге, 10; **720001 Фрунзе,** бульвар Дзержинского, 42; **310003 Харьков,** Уфимский пер., 4/6; **220012 Минск,** Ленинский пр., 72.

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

Имеются в наличии отдельные номера журнала «Природа» с 1971 по 1977 г.
1971 год — № 4 (3 экз.); № 8 (16 экз.)
1973 год — № 2 (26 экз.); № 7 (24 экз.)
1974 год — № 11 (14 экз.)
1975 год — № 2 (7 экз.); № 4 (40 экз.); № 7 (37 экз.); № 9 (39 экз.)
1976 год — № 4 (71 экз.)
1977 год — № 1 (17 экз.); № 3 (8 экз.); № 4 (36 экз.); № 5 (40 экз.); № 6 (30 экз.)
№ 7 (43 экз.); № 9 (13 экз.); № 11 (8 экз.); № 12 (30 экз.).

Желающие приобрести вышеуказанные журналы могут обратиться по адресу: **103012, Москва,** К-12, Б. Черкасский пер., 2/10, Центральная контора «Академкнига».

Журналы высылаются наложенным платежом.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1979, т. 74, 8, 1073—1224